This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

Über dieses Buch

Dies ist ein digitales Exemplar eines Buches, das seit Generationen in den Regalen der Bibliotheken aufbewahrt wurde, bevor es von Google im Rahmen eines Projekts, mit dem die Bücher dieser Welt online verfügbar gemacht werden sollen, sorgfältig gescannt wurde.

Das Buch hat das Urheberrecht überdauert und kann nun öffentlich zugänglich gemacht werden. Ein öffentlich zugängliches Buch ist ein Buch, das niemals Urheberrechten unterlag oder bei dem die Schutzfrist des Urheberrechts abgelaufen ist. Ob ein Buch öffentlich zugänglich ist, kann von Land zu Land unterschiedlich sein. Öffentlich zugängliche Bücher sind unser Tor zur Vergangenheit und stellen ein geschichtliches, kulturelles und wissenschaftliches Vermögen dar, das häufig nur schwierig zu entdecken ist.

Gebrauchsspuren, Anmerkungen und andere Randbemerkungen, die im Originalband enthalten sind, finden sich auch in dieser Datei – eine Erinnerung an die lange Reise, die das Buch vom Verleger zu einer Bibliothek und weiter zu Ihnen hinter sich gebracht hat.

Nutzungsrichtlinien

Google ist stolz, mit Bibliotheken in partnerschaftlicher Zusammenarbeit öffentlich zugängliches Material zu digitalisieren und einer breiten Masse zugänglich zu machen. Öffentlich zugängliche Bücher gehören der Öffentlichkeit, und wir sind nur ihre Hüter. Nichtsdestotrotz ist diese Arbeit kostspielig. Um diese Ressource weiterhin zur Verfügung stellen zu können, haben wir Schritte unternommen, um den Missbrauch durch kommerzielle Parteien zu verhindern. Dazu gehören technische Einschränkungen für automatisierte Abfragen.

Wir bitten Sie um Einhaltung folgender Richtlinien:

+ *Nutzung der Dateien zu nichtkommerziellen Zwecken* Wir haben Google Buchsuche für Endanwender konzipiert und möchten, dass Sie diese Dateien nur für persönliche, nichtkommerzielle Zwecke verwenden.

+ *Keine automatisierten Abfragen* Senden Sie keine automatisierten Abfragen irgendwelcher Art an das Google-System. Wenn Sie Recherchen über maschinelle Übersetzung, optische Zeichenerkennung oder andere Bereiche durchführen, in denen der Zugang zu Text in großen Mengen nützlich ist, wenden Sie sich bitte an uns. Wir fördern die Nutzung des öffentlich zugänglichen Materials für diese Zwecke und können Ihnen unter Umständen helfen.

+ *Beibehaltung von Google-Markenelementen* Das "Wasserzeichen" von Google, das Sie in jeder Datei finden, ist wichtig zur Information über dieses Projekt und hilft den Anwendern weiteres Material über Google Buchsuche zu finden. Bitte entfernen Sie das Wasserzeichen nicht.

+ *Bewegen Sie sich innerhalb der Legalität* Unabhängig von Ihrem Verwendungszweck müssen Sie sich Ihrer Verantwortung bewusst sein, sicherzustellen, dass Ihre Nutzung legal ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass ein Buch, das nach unserem Dafürhalten für Nutzer in den USA öffentlich zugänglich ist, auch für Nutzer in anderen Ländern öffentlich zugänglich ist. Ob ein Buch noch dem Urheberrecht unterliegt, ist von Land zu Land verschieden. Wir können keine Beratung leisten, ob eine bestimmte Nutzung eines bestimmten Buches gesetzlich zulässig ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass das Erscheinen eines Buchs in Google Buchsuche bedeutet, dass es in jeder Form und überall auf der Welt verwendet werden kann. Eine Urheberrechtsverletzung kann schwerwiegende Folgen haben.

Über Google Buchsuche

Das Ziel von Google besteht darin, die weltweiten Informationen zu organisieren und allgemein nutzbar und zugänglich zu machen. Google Buchsuche hilft Lesern dabei, die Bücher dieser Welt zu entdecken, und unterstützt Autoren und Verleger dabei, neue Zielgruppen zu erreichen. Den gesamten Buchtext können Sie im Internet unter `http://books.google.com` durchsuchen.

THE LIBRARY
OF
THE UNIVERSITY
OF CALIFORNIA
DAVIS

GIFT OF

KARL FRIEDERICH MEYER

System der Bakterien.

Handbuch der Morphologie, Entwickelungsgeschichte und Systematik der Bakterien.

Von

Dr. W. Migula,
a. o. Professor an der technischen Hochschule zu Karlsruhe.

Erster Band.

Allgemeiner Teil.

Mit 6 Tafeln.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1897.

LIBRARY
UNIVERSITY OF CALIFORNIA
DAVIS

Alle Rechte vorbehalten.

Vorwort.

Als ich im Herbst 1888 mit der Bearbeitung der Bakteriensystematik begann, war ich mir zwar bewußt, daß mir ein tüchtiges Stück Arbeit bevorstand, aber ich ahnte nicht entfernt die enormen Schwierigkeiten, die dabei zu überwinden waren. Ich will dieselben hier auch nicht schildern, denn jeder, der auf diesem Gebiete gearbeitet hat, wird sie zu würdigen wissen, aber er wird auch begreifen, daß es unmöglich war, die Gesamtheit des Stoffes ohne Lücken und Mängel zu einem einheitlichen Ganzen zu gestalten. Besonders schwer habe ich dabei den Mangel einer einigermaßen brauchbaren und umfassenden Bibliothek an meinem gegenwärtigen Wohnort empfinden müssen, der mich dazu zwang, die meiste Litteratur, namentlich Zeitschriften, von auswärtigen Universitätsbibliotheken kommen zu lassen. Daß dabei manches übersehen wurde oder nicht zu beschaffen war, konnte ich nicht vermeiden. Ich bin daher allen Herren, welche mich durch Uebersendung ihrer Arbeiten unterstützten, zu besonderem Danke verpflichtet.

Bei der Untersuchung der nach und nach gesammelten Reinkulturen stellte sich sehr bald die Unmöglichkeit heraus, die verschiedenen Arten ohne Schwierigkeiten zu klassifizieren; die Gattungsdiagnosen waren zu unbestimmt, teilweise auch konnten die Gattungen in der alten Form überhaupt nicht aufrecht erhalten werden. Ich habe, als Feind neuer Namen, die Gattungsdiagnosen möglichst präcise zu fassen gesucht und dabei oft wesentlich ändern müssen, aber soweit als möglich die alten Namen beibehalten. Ferner versuchte ich schon in meiner Bearbeitung der Bakterien in ENGLER und PRANTL'S natürlichen Pflanzenfamilien der Unsitte zu steuern, die Artdiagnose ins Lateinische zu übersetzen und als Namen zu ver-

wenden; zu meiner Freude wurde auch von Medizinern, wie Lehmann und Neumann in ihrem Atlas, mein Verfahren acceptiert.

Bei alledem zeigte sich, daß eine Begründung der von mir gewählten Einteilung und der Fassung der Gattungen notwendig war, zumal da Forscher, die der systematischen Botanik fern stehen, wie Kruse in Flügge's Mikroorganismen, das von mir aufgestellte System als unnatürlich bezeichneten. Allerdings ist es bequemer, auf jedes System zu verzichten, als durch umfangreiche morphologische und entwickelungsgeschichtliche Arbeiten ein natürliches System zu suchen. Daß das von mir dieser Arbeit zu Grunde gelegte System ein endgiltiges sei, liegt mir fern zu behaupten, im Gegenteil, ich habe im Folgenden auf die Schwächen desselben wiederholt aufmerksam gemacht und auf die Punkte besonders hingewiesen, die wahrscheinlich zu Aenderungen Anlaß geben werden. Um meinen Standpunkt zu rechtfertigen, mußte ich Morphologie und Entwickelungsgeschichte in ziemlich eingehender Weise behandeln und das vorhandene Material kritisch sichten; ich hoffe, daß mir in diesem Teile wichtigere Arbeiten nicht entgangen sind. Nur auszugsweise sind einige Abschnitte der Biologie der Bakterien, soweit sie für die Systematik von Bedeutung sind, behandelt worden.

Dieser erste Teil, Morphologie und Entwickelungsgeschichte umfassend, wurde schon in der ersten Hälfte des Jahres 1896 gedruckt, während der Druck des letzten biologischen Teiles zu meinem Bedauern infolge von längerer Krankheit meinerseits fast um ein Jahr später stattfinden mußte.

An dieser Stelle muß ich auch einen ungerechtfertigten Angriff Fischer's*) zurückweisen, der mir vorwirft, in meiner Arbeit über Bacillus oxalaticus seine Beobachtungen über Plasmolyse zwar selbst benutzt, aber nicht citiert zu haben. Der Zweck meiner Arbeit über Bacillus oxalaticus war aber gar nicht, plasmolytische Vorgänge in der Bakterienzelle zu beschreiben, sondern nachzuweisen, daß Bacillus oxalaticus keinen Centralkörper im Sinne Bütschli's, sondern eine centrale Vakuole besitzt. Dazu habe ich mich der Plasmolyse bedient, wie ich mich der Färbung bedient habe, beides Untersuchungsmethoden, die als bekannt vorausgesetzt werden durften, da Fischer's Arbeit schon 3 Jahre früher erschienen war. Daß ich in meiner Arbeit, in der an zwei Stellen bezüglich der Litteratur auf meine Systematik verwiesen wird, die Fischer'sche Arbeit nicht besonders citiert habe, lag einfach daran, daß es mir darum zu thun war, die direkt sichtbare Differenzierung im Plasma nachzuweisen, nicht

*) Alfred Fischer, Untersuchungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien, Jena 1897, p. 101.

den Bau der Zelle indirekt aus plasmolytischen Erscheinungen zu konstruieren. Es liegt mir vollkommen fern, die Priorität FISCHER's hinsichtlich der Plasmolyse der Bakterienzellen und der Annahme einer Vakuole anzutasten, ich habe im Gegenteil die Bedeutung seiner Arbeiten auch im Nachfolgenden hervorgehoben. Als ich bei Bacillus oxalaticus die centrale Vakuole zuerst sah, war ich jedenfalls berechtigt zu schreiben, daß die Resultate meiner Beobachtungen sich nicht mit den bisherigen Ergebnissen in Uebereinstimmung bringen ließen. Im Uebrigen wird es mir niemand verdenken, wenn ich mich wegen Prioritätsfragen nicht in eine unfruchtbare Polemik einzulassen wünsche.

Dem Herrn Verleger kann ich für sein liebenswürdiges Entgegenkommen bei jeder Gelegenheit und für sein bereitwilliges Eingehen auf alle Wünsche, namentlich auch bezüglich der Abbildungen, nur meinen wärmsten Dank aussprechen.

Karlsruhe, im Mai 1897.

W. Migula.

Inhaltsübersicht.

Seite

I. Abschnitt. Historische Entwickelung der Bakteriensystematik 1

II. Abschnitt. Morphologie und Entwickelungsgeschichte 50

1. Kapitel. Aeußere Gestalt der Bakterienzelle 50
2. Kapitel. Bau der Bakterienzelle 56
   - § 1. Die Zellmembran 56
     - a) Morphologie der Zellmembran 56
     - b) Chemische Beschaffenheit der Zellmembran 62
   - § 2. Der Zellinhalt 67
     - a) Die Beschaffenheit des Zellinhaltes bei den Cyanophyceen 67
     - b) Die Zellkernfrage 72
     - c) Wahrnehmbare Differenzierungen in der Bakterienzelle 80
     - d) Färbungen des Zellinhaltes 90
     - e) Chemische Beschaffenheit des Zellinhaltes 94
   - § 3. Bewegung und Bewegungsorgane 97
     - a) Geschichtliches 97
     - b) Methoden des Nachweises der Geißeln 101
     - c) Die Bewegung der Bakterien 108
     - d) Form und Bau der Geißeln 115
     - e) Bildung und Verlust der Geißeln 128
     - f) Bedeutung der Geißeln für die Systematik 133
3. Kapitel. Wachstum und Teilung der Zelle 138
4. Kapitel. Die Bildung von Zellverbänden 146
5. Kapitel. Sporen und Gonidien 156
   - § 1. Geschichtlicher Ueberblick 156
   - § 2. Endosporen und Arthrosporen 166
   - § 3. Bildung der Sporen 173
   - § 4. Form und Bau der Sporen 185

Seite
§ 5. Keimung der Sporen 191
§ 6. Nachweis der Sporen 197
§ 7. Die Gonidienbildung 202
§ 8. Die Bedeutung der Sporen für die Systematik . . 206
6. Kapitel. Pleomorphismus und Variabilität 212
§ 1. Geschichte des Pleomorphismus in der Bakteriologie 212
§ 2. Ueber Gattung, Art, Varietät, Form und Rasse . . 222
§ 3. Variabilitätskreise und Entwickelungskreise. . . . 225
§ 4. Formenreiche und einförmige Bakterienarten . . . 231
7. Kapitel. Stellung der Bakterien im System 237
III. Abschnitt. Biologische Merkmale 242
1. Kapitel. Notwendigkeit der Anwendung biologischer Unterscheidungsmerkmale 242
2. Kapitel. Die Reinkulturen 246
§ 1. Die Nährsubstrate 246
§ 2. Die Kulturmethoden 265
§ 3. Die Kulturmerkmale 271
3. Kapitel. Die Farbstoffbildung 283
4. Kapitel. Gärungserscheinungen und Stoffwechselprodukte . 293
5. Kapitel. Parasitismus und Pathogenität 309
6. Kapitel. Anaërobiose 323
7. Kapitel. Phosphorescenz 335
8. Kapitel. Schwefelbakterien 342
9. Kapitel. Die Eisenbakterien 347
10. Kapitel. Die Stickstoffbakterien 352
11. Kapitel. Bedeutung der Temperatur 358
12. Kapitel. Bedeutung des Lichtes 361

I. ABSCHNITT.

Historische Entwickelung der Bakteriensystematik.

In der Entwickelung der bakteriologischen Systematik lassen sich zwei Abschnitte unterscheiden, wenn man eine Einteilung machen will. Der erste umfaßt die Zeit von der Entdeckung der Bakterien bis zu COHN's Arbeiten; sie ist dadurch charakterisiert, daß man die Bakterien fast ohne weiteres den Tieren zurechnete und ihnen damit eine Stellung anwies, die sie vielleicht mit dem gleichen Recht beanspruchen dürfen als diejenige, welche seit Ende der fünfziger Jahre ihnen von COHN und NÄGELI unter den Pflanzen angewiesen wurde. Denn thatsächlich ist es eine fast müßige Spielerei, darüber nachzugrübeln, ob ein Organismus Tier oder Pflanze sei, wenn sich die Kennzeichen beider Reiche so weit verflacht haben, daß sie nicht mehr auseinandergehalten werden können. Und die Bakterien stellen einen Typus des organischen Lebens dar, in dem sich eine Differenzierung in Tier und Pflanze noch nicht vollzogen hat.

Wir können sie unbedenklich den Pflanzen zurechnen, weil sie doch schließlich bei der gegenwärtigen Abgrenzung der Wissenschaften irgendwo untergebracht werden müssen; — aber nicht, weil sie mehr Pflanzen als Tiere sind, sondern weil sie ihre nächsten lebenden Verwandten unter den Pflanzen haben. Ob sie nicht ebenso nahe Verwandte, aber ausgestorbene, unter den Tieren gehabt haben, ist uns unbekannt, aber wahrscheinlich, denn manche eigentümliche Analogien unter den Flagellaten deuten darauf hin.

Der erste zweifellose Beobachter von Bakterien, LEEUWENHOEK. nennt sie in seinen Briefen an die Royal Society in London einfach Tierchen. Er fand sie im Jahre 1675 auf und teilte 1683 in einem seiner Briefe auch Zeichnungen mit, die einen Zweifel über die Bakteriennatur kaum zulassen. Der Schwerpunkt seiner Thätigkeit lag in den Beobachtungen, welche für seine Zeit und seine Hilfsmittel so außergewöhnliche zu nennen sind, daß sie wohl für alle Zeiten einzig dastehen werden. Wohl beobachtete er schon Kügelchen, Stäbchen und wahrscheinlich auch Schrauben — obgleich es sich auch um Fäden von Stäbchenbakterien mit Einknickungen gehandelt haben kann — aber der Natur seiner Thätigkeit entsprechend dachte er nicht daran,

diese beobachteten Organismen irgendwie systematisch zu charakterisieren. Mit der Systematik war es damals ja überhaupt noch etwas schlecht bestellt.

Der erste, der sich in wissenschaftlicher Weise mit der Systematik der Bakterien abgab und einen ersten positiven Erfolg errang, war der bekannte Zoologe O. F. MÜLLER (47). Was bis zu seinem 1786 nach seinem Tode erschienenen Fundamentalwerk „Animalcula infusoria, fluviatilia et marina" in Bezug auf Bakterien veröffentlicht wurde, hat auf die Entwickelung der Systematik keinen Einfluß geübt und kann daher hier übergangen werden.

Auch MÜLLER ist weit von dem Gedanken entfernt, daß die Bakterien etwa Pflanzen sein könnten, obgleich er die nahen Beziehungen zwischen beiden betont. Er teilt seine Infusoria zunächst ein in solche ohne äußerliche Organe und in solche mit äußeren Organen, die ersteren wieder in „crassiuscula" und „membranacea", ein Unterschied, der von etwas zweifelhafter Bedeutung ist. Die Crassiuscula umfassen nun auch diejenigen Gattungen, in welchen die Bakterien untergebracht sind, nämlich Monas und Vibrio. Die Gattung Monas wird als „Vermis inconspicuus, simplicissimus, pellucidus, punctiformis" bezeichnet und enthält die Arten M. Termo, atomus, Punctum, Ocellus, Lens, mica, tranquilla, Lamellula, Pulvisculus, Uva. Von diesen dürfen mit einiger Sicherheit Monas Termo, Punctum, Lens, tranquilla, Lamellula als Bakterien bezeichnen, während die anderen teils Hefezellen, teils Grünalgen bezeichnen.

Welche Arten MÜLLER mit seinen Namen bezeichnete, läßt sich heute allerdings nicht mehr feststellen, da seine Zeichnungen und Diagnosen jetzt auf Hunderte von Arten passen. Daß er übrigens auch in seinen Abbildungen schon heterogene Dinge als eine Art auffaßte, geht aus Fig. 9—11, Taf. I hervor, welche Monas Lens darstellen sollen. Fig. 10 stellt ein, wenn auch kurzes, Stäbchen dar, Fig. 11a einen zweifellosen Streptococcus und 11b einen in der Staphylokokkenform wachsenden Micrococcus.

Als Vibrio bezeichnet er einen „Vermis inconspicuus, simplicissimus, teres, elongatus". Von den zahlreichen Arten dürfen wohl als Bakterien aufgefaßt werden: Vibrio Lineola (V. Lineola Verm. ter. et fluv. 21. Zool. Dan. prodr. 2446), Vibrio Rugula, V. Bacillus, V. Undula, V. serpens, V. Spirillum. Diese Arten lassen über ihre Bakteriennatur keinen Zweifel und lassen sogar ihre Zugehörigkeit zu den Schrauben- resp. Stäbchenbakterien erkennen. Arten darin wieder erkennen zu wollen, wäre allerdings etwas gewagt, nur Fig. 9 — Vibrio Spirillum — könnte vielleicht die Spirochaete plicatilis darstellen, aber auch das ist bei der schematischen Haltung der Zeichnungen und der Kleinheit der Figuren unsicher. Es sind also etwa 11 Formen von Bakterien, welche MÜLLER, allerdings in bunter Mischung mit Heferassen, Algen und Infusorien, beschreibt.

Wenn wir eine Anzahl für die Weiterentwickelung der Systematik bedeutungsloser Arbeiten übergehen, die sogar größtenteils einen Rückschritt bedeuten, so bringen erst EHRENBERG's Arbeiten und besonders sein Hauptwerk, welches unter dem Titel: „Die Infusionstierchen als vollkommene Organismen" 1838 erschien, wieder einen positiven Fortschritt (12).

Auch EHRENBERG faßt die Bakterien, soweit er sie beschreibt, als Tiere auf, aber nicht mehr in dem selbstverständlichen Sinne, wie

dies MÜLLER oder LEEUWENHOEK gethan haben. Er sucht wenigstens schon ihre Tiernatur zu beweisen. Aber seine Beweise sind auf irrtümliche Beobachtungen gegründet und darum schon lange als unrichtig erkannt worden. Er hegte die Ansicht, daß die im Körper der niedersten Organismen auftretenden Differenzierungen, daß Zellkern, kontraktile Vakuolen, Mikrosomen und Zellinhaltskörper verschiedener Art, ja sogar eingedrungene Parasiten, als Magen, Eier u. s. w. zu deuten seien, und spricht demgemäß den Protozoen ganz allgemein eine Organisation zu, wie sie in ähnlicher Entwickelung erst bei sehr viel höher organisierten Tieren zu finden ist. Seine Infusorien haben deshalb auch Mundöffnungen und nehmen feste Körper auf. Daß bei den Infusorien und auch bei manchen hochorganisierten Flagellaten Mundöffnungen thatsächlich vorhanden sind, hat sich ja allerdings als zweifellos richtig erwiesen, daß sich aber EHRENBERG durch seine Versuche mit Karmin- und Indigokörnchen als Futter ebenso zweifellos oft täuschen ließ und außen an der schleimigen Hautschicht anhaftende Körnchen für in den „Magen" aufgenommen hielt, wird heute niemand bestreiten. Seine Zeichnungen geben die subjektive Ansicht EHRENBERG's wieder, und so vorzüglich ihre Ausführung ist, so sehr lassen sie doch im Stich, wenn man den Versuch macht, in ihnen etwas Bestimmtes wiedererkennen zu wollen. Wenigstens gilt dies für die Gattung Monas. Was er beispielsweise unter seiner Monas Termo bringt, ist nicht zu erkennen. Nach der Abbildung zu urteilen, handelt es sich nicht um ein Bacterium, sondern um eine Flagellate mit deutlicher Geißel und durch eine Mundöffnung aufgenommene Indigokörnchen. Haben aber nicht vielleicht die Indigokörnchen auf der Seite — oben oder unten — der Hautschicht angelegen und hat die lebhafte Bewegung, ein Strudel, an einem Pole des Individuums nicht vielleicht eine Geißel vorgetäuscht? So möchte ich es gerade für diese von EHRENBERG beschriebene und abgebildete Form für sehr zweifelhaft halten, ob sie zu den Bakterien gehört oder nicht.

Daß EHRENBERG bei den kleinsten Formen keine Differenzierung im Zellinhalt erkennen konnte, erklärt er damit, daß diese Organismen ohnehin an der Grenze der Sichtbarkeit stünden und mit den damaligen Hilfsmitteln ein weiterer Einblick in ihre Natur nicht zu gewinnen sei. Daß seine Ansicht, die Zweiteilung der Stäbchen sei ein Beweis für die Tiernatur, eine durchaus irrige war, wurde schon von COHN hervorgehoben.

Er nennt die Infusorien Magentierchen, Polygastrica, mit dem Charakter: Animalia emedullaria, asphycta, polygastrica, forma indefinita, androgyna, pseudopoda. Von den 22 Familien, in welche die Magentierchen geteilt werden, enthalten die erste, Monadina, die zweite, Cryptomonadina, und die vierte, Vibrionia, Bakterien.

Die Familie der Monadina enthält wieder unter der Gattung Monas neben anderen Organismen Bakterien. Schon die Fassung, in welcher der Charakter der Familie gegeben ist, kennzeichnet die letztere als eine Art Rumpelkammer, in welche alles gebracht wird, was sich anderswo nicht gut unterbringen läßt. Die Gattung Monas wird folgendermaßen charakterisiert: „Das Geschlecht der eigentlichen Monaden unterscheidet sich von allen Formen der Familie durch Mangel an Schwanz, vorragende Lippe und Mangel an Augen, ferner durch solche Bewegung in der Richtung der Längsachse des Körpers,

daß der Mund stets vorn bleibt, und durch Mangel des Zusammenhängens vieler Individuen in Form einer Beere." Nach dieser Beschreibung sollte man überhaupt keine Bakterien unter Monas vermuten, wenn man nach dem gegenwärtigen Wissen von den Bakterien urteilt. Aber sicher sind einige Arten als Bakterien zu deuten, wenn es auch unmöglich ist, die Art wiederzuerkennen. Zu den den Bakterien zuzuzählenden Arten gehören besonders Monas Okenii und wahrscheinlich auch die beiden anderen rötlichen Arten Monas vinosa und erubescens (Schwefelbakterien); vielleicht auch Monas crepusculum, ochracea und simplex. Weniger wahrscheinlich ist aus den angedeuteten Gründen Monas Termo als Bacterium zu deuten. Die Schwierigkeit der Unterscheidung von Monaden gegenüber Einzelindividuen der Gattungen Bacterium, Vibrio und einiger Flagellatengattungen wird übrigens von EHRENBERG selbst hervorgehoben.

Als Bewegungsorgan sieht EHRENBERG einen freilich noch nicht bei allen Arten entdeckten fadenförmigen Rüssel an, der gleichzeitig auch als Fangorgan dient. Ueber das Ernährungs- und Fortpflanzungssystem folgt EHRENBERG seiner bekannten Anschauung über die Organisation der Infusorien und hebt hier noch ausdrücklich die Nahrungsaufnahme fester Körper bei Monas Termo hervor. Bei Monas Okenii glaubt er eine kontraktile Vakuole beobachtet zu haben.

Die vierte Familie seiner Polygastrica umfaßt die Zittertierchen oder Vibrionia, denen er folgenden Charakter giebt: Animalia filiformia, distincte aut verisimiliter poligastrica, anentera, nuda, gymnica, corpore Monadinorum uniformi, divisione spontanea imperfecta (transversa), catenatim consociata, hinc filiformia. Sämtliche 5 Gattungen mit 14 Arten sind Bakterien, darunter Arten, die so ausgezeichnet scharf unterschieden wurden, daß sie noch heute wiederzuerkennen sind.

Als Bacterium faßt EHRENBERG diejenigen Formen auf, welche „sich durch unbiegsame Form ihrer durch quere Selbstteilung entstandenen Gliederstäbchen unterscheiden" (Animal e familia Vibrioniorum, divisione spontanea in catenam filiformem rigidulam abiens). Der Gattungsname war bereits 1828 (in den Abhandlungen der Akademie der Wissenschaften 1829, p. 15) aufgestellt. Zu ihr gehören 3 heute nicht mehr wieder erkennbare Arten, B. triloculare, B. Enchelys, Bacterium Punctum (= Monas Punctum MÜLLER?). Die Fig. 1, Tab. V bezieht sich jedenfalls auf eine Art, welche kurze, mehrzellige Fäden bildet.

Die zweite, schon von MÜLLER aufgestellte Gattung Vibrio wird von EHRENBERG anders charakterisiert: Animal e familia Vibrioniorum, divisione spontanea imperfecta in catenam filiformem et anguis instar flexuosam abiens. Sie „unterscheidet sich von allen verwandten Gattungen der Vibrionien durch eine aus unvollkommener Selbstteilung hervorgegangene fadenartige Kettenform mit schlangenähnlicher Biegsamkeit". EHRENBERG läßt sich also hier durch die thatsächlich vorhandene Schraubenbewegung, die er bei Spirillum Undula richtig erkannte, eine schlangenartige Biegsamkeit des Zellleibes vortäuschen und sieht darin den wesentlichen Charakter der Gattung gegenüber Spirochaete und Spirillum. Von den 6 Arten der Gattung Vibrio, V. Lineola, V. tremulans, V. subtilis, V. Rugula, V. prolifer und V. Bacillus, ist heute keine einzige mehr mit Sicherheit wiederzuerkennen, auch den Abbildungen nach nicht, vielmehr kann jede einzelne Species für ganze Artgruppen gelten, selbst Vibrio

subtilis, aus welchem der später so berühmt gewordene Bacillus subtilis abgeleitet wurde. Die Abbildungen EHRENBERG's zeichnen sich durch die Eigentümlichkeit aus, daß seine Stäbchen, Fäden oder Schrauben oft perlschnurartige Einschnürungen zeigen, welche ja thatsächlich den Stäbchenbakterien nicht zukommen. Diese Einschnürungen sollen vermutlich die „unvollständige Selbstteilung" andeuten, bringen aber für das Wiedererkennen der Arten unüberwindbare Hindernisse mit sich.

Die dritte Gattung, Spirochaete, stellt ein „verlängertes, biegsames Spirillum" dar; sie ist eine „gewundene, aber dabei biegsame Kettenform oder fadenartige Schraubenform" (Animal e familia Vibrioniorum, divisione spontanea imperfecta in catenam tortuosam s. cochleam filiformem flexibilem elongatum). Die Gattung wurde bereits 1833 in den Abhandlungen der Berliner Akademie aufgestellt. Sie soll sich bewegen, indem sie sich, ohne ihre Spiralform zu verlieren, hin und her schleudert und schlingenartig umbiegt. Ihr Körper besteht aus kleinen, dicht aneinander gedrängten Gliedern. Die einzige Art dieser Gattung, Sp. plicatilis, ist noch jetzt leicht wiederzuerkennen. Die Abbildung (Tab. V, Fig. 10) ist gut bis auf die Einschnürungen bei 2, welche bei Spirochaete nicht zu beobachten sind.

Die vierte Gattung, Spirillum, umfaßt diejenigen Formen, welche „spiralförmige und unbiegsame Ketten von cylindrischer Form oder Schraubencylinder bilden" (Animal e familia Vibrioniorum, divisione spontanea imperfecta [et obliqua?] in catenam tortuosam seu cochleam rigidam et in cylindri formam extensam abiens). Die Gattung wurde bereits 1830 in den Berichten der Berliner Akademie, p. 38, aufgestellt. Die 3 Arten, Sp. tenue, Undula und volutans, sind noch heute wiedererkennbar, wenn auch vielleicht von Sp. tenue einige ähnliche verwandte Arten abzutrennen sind. Die Abbildungen lassen bei Sp. volutans zu wünschen übrig, und die unvermeidlichen Einschnürungen treten wieder bei Undula und volutans auf. Sehr mit Unrecht schließt EHRENBERG einen MÜLLER'schen Vibrio, V. serpens, von seinen Spirillen aus. Nach seiner Auffassung würde diese Art zur Gattung Spirulina gehören, was weder durch die Beschreibung noch durch die Zeichnung MÜLLER's gerechtfertigt wird. COHN nahm die Art als Vibrio serpens wieder auf.

Hierher wäre auch eine Form zu ziehen, welche EHRENBERG als eigene Gattung Ophidomonas zu den Cryptomonadinen gestellt hat und von der er in einer späteren Arbeit eine gute Abbildung (3. Tab. III, Fig. 11) giebt. Diese Abbildung zeigt eine olivgrüne, ins Bräunliche gehende Färbung der Individuen, und es ist wahrscheinlich, daß diese Form, wie später allgemein angenommen wurde, zu den roten Schwefelbakterien gehört, da EHRENBERG daneben die Ophidomonas sanguinea mit der natürlichen roten Farbe abbildet, wodurch sich trotz der verschiedenen Färbung eine gewisse Zusammengehörigkeit dokumentiert. Den Unterschied gegen Spirillum begründet EHRENBERG nur auf die Thatsache, daß sich bei dieser Gattung eine vielfache unvollkommene Teilung, bei Ophidomonas eine einfache vollständige Teilung findet. Da aber bei Spirillum nach unserem jetzigen Wissen die gleichen Teilungsverhältnisse vorliegen, so ist eine der beiden Gattungen, und zwar die spätere Ophidomonas einzuziehen.

Als fünfte Gattung der Vibrionien wird von EHRENBERG eine nur einmal beobachtete Form, Spirodiscus, aufgestellt, deren

Charakter sich am nächsten an Spirillum anschließt und welche wohl nur als eine Form dieser Gattung mit sehr engen Windungen zu bezeichnen ist. Sie stellt eine „fadenartige Kettenform, welche unbiegsam ist und eine scheibenartige Spirale bildet", dar (Animal e familia Vibrioniorum, divisione spontanea imperfecta [et obliqua?] in catenam filiformem s. cochleam rigidam disciformem accrescens).

Die einzige Art dieser Gattung, Sp. fulvus, wurde von EHRENBERG bei Syrjanofskoi zwischen Conferven in Gebirgswasser entdeckt und ist seitdem nicht mehr aufgefunden worden. Vielleicht gehört diese Form zu den Schwefelspirillen, doch ist es in hohem Grade zweifelhaft, ob es sich hier überhaupt um ein Bacterium handelt.

Wenn man den Fortschritt, welcher durch EHRENBERG hinsichtlich der Systematik der Bakterien erreicht wurde, kurz zusammengefaßt angeben will, so besteht er darin, daß EHRENBERG einige Gattungen und Arten scharf charakterisierte, und daß er vor allen Dingen wenigstens einen Teil, die größeren Formen, als eigene Familie Vibrionia aus dem großen Chaos der Infusorien aussonderte. Für jene Zeit und für die damals dem Forscher zu Gebote stehenden Hilfsmittel war diese Errungenschaft sehr bedeutend. Mit dem Augenblick, wo die Vibrionia eine selbständige gesonderte Stellung unter den mikroskopischen Organismen einnehmen, beginnt auch die selbständige Entwickelung ihrer Erforschung, und trotz aller irrtümlichen Beobachtungen und Anschauungen hat EHRENBERG hierdurch der Bakterienforschung unschätzbare Dienste geleistet.

Die nächste eingehende Behandlung wurde den Bakterien durch DUJARDIN (11) zu teil. Er stellt seine Vibrioniens an den Anfang der Infusorien und teilt sie in: 1) Bacterium mit den Arten Termo (= Vibrio Lineola EHRENBERG, Monas Termo MÜLLER), Bacterium Catenula (vielleicht nur ein Entwickelungszustand von Vibrio Bacillus), Bacterium punctum, 2) Vibrio mit den Arten V. Lineola, V. tremulans, V. Rugula (V. prolifer), V. serpens, V. bacillus, V. ambiguus [1]), V. subtilis, 3) Spirillum mit den Arten Sp. Undula, Sp. volutans, Sp. plicatile (= Spirochaeta plicatilis), Sp. tenue. Ein besonderer Fortschritt gegenüber EHRENBERG ist in DUJARDIN's Werk nicht zu erkennen. Die Einzelheiten, in denen er EHRENBERG's Angaben über verschiedene Arten korrigiert, sind untergeordneter Natur und lassen sich heute nicht mehr kritisieren, da es sich um Organismen handelt, die an und für sich Gruppen von Arten darstellten und nicht mehr zu erkennen ist, was für Objekte beiden Autoren gerade vorlagen. Auch DUJARDIN glaubt hin und wieder einen Augenblick lang Geißeln bei manchen Bakterien wahrgenommen zu haben, ist sich seiner Sache aber nicht sicher. Die Zugehörigkeit des mit einer Geißel bei EHRENBERG abgebildeten B. triloculare zu den Bakterien erscheint auch DUJARDIN zweifelhaft. Die Abbildungen in seinem Atlas sind mäßig und jedenfalls nicht geeignet, gewisse Arten wiederzuerkennen.

Nicht unwesentlich gefördert wurde die Bakteriensystematik durch das Erscheinen von PERTY's Werk (49), in welchem er nicht nur eine Anzahl neuer Gattungen aufstellt, sondern sich auch über verschiedene

---

1) Vielleicht stellt DUJARDIN's verzweigter Vibrio ambiguus eine Cladothrix dar, was sich aus der Abbildung Tab. I, Fig. 7 allerdings nicht erkennen läßt.

morphologisch und physiologisch interessante Eigenschaften der Bakterien äußert.

Seine Phytozoidia enthalten in der ersten Sektion Filigera bereits eine neue Gattung der Familie der Monadinen, Chromatium, welche er folgendermaßen charakterisiert: „Körper äußerst klein, cylindrisch, rot, braun, violett, grün gefärbt, im ausgebildeten Zustand mit inneren Bläschen (Blastien). Ein Bewegungsfaden am Vorderende? Vermehren sich durch Querteilung." Er führt dazu auf Chr. Weissii und Chr. violascens, rechnet außerdem noch hierher: Chr. Okenii, Monas rosea MORREN, M. vinosa, M. erubescens, M. ochracea, vielleicht auch M. prodigiosa und M. gliscens.

Die dritte Sektion Lampozoidia enthält die Familie Vibrionida, welche wieder in Spirillina und Bacterina zerfällt. Die Spirillina enthalten Spirochaete mit Sp. plicatilis und Spririllum mit volutans, Undula und einer neuen Art Sp. rufum; die Bacterina: Vibrio mit Rugula und Lineola, Bacterium mit der einzigen Art Termo und dann zwei neue Gattungen Metallacter und Sporonema.

Sein Metallacter ist ein Bacterium, welches sich durch die Eigenschaft, lange geteilte Fäden bilden zu können, auszeichnet: „Bakterienähnliche Einzelwesen verlängern sich durch fortgesetzte Teilung zu steifen oder wenig biegsamen Fäden, welche unter gewissen Umständen nach einiger Zeit die Bewegung verlieren, ungemein wachsen und einer Hygrocrocis ähnlich werden, indem sie aus längeren verfilzten, flockige farblose oder grauliche Massen darstellenden Fäden bestehen." Als Art rechnet er hierzu M. Bacillus (= Vibrio Bacillus), ferner als Formen dieser Art V. subtilis und Bacterium Catenula DUJ.

Von der Gattung Sporonema lautet die Diagnose: „Ein äußerst kleiner, cylindrischer, ungegliederter, hohler Faden schließt an einem Ende (selten an beiden) ein, manchmal auch zwei elliptische Körperchen (wohl Sporen) ein." Uebrigens ist die Zugehörigkeit dieser Gattung zu den Vibrionida für PERTY noch nicht sicher, denn er sagt vorher: „An die Vibrioniden schließt sich einigermaßen ein Gebilde an, welches den vegetabilischen Charakter entschiedener an sich trägt und, abgesehen von der Bewegung, wohl in die Algenfamilie Saprolegnieae KÜTZ. zu stellen wäre." Die Abbildung der einzigen Art Sp. gracile zeigt, daß PERTY unzweifelhaft ein endospores Bacterium vor sich gehabt hat; ob die grünliche Farbe, die er den Zellen giebt, nur auf Lichtbrechungserscheinungen, die bei den damaligen unvollkommenen Instrumenten viel stärker hervortraten, oder auf einer wirklichen Färbung des Organismus beruhte, läßt sich nicht entscheiden; daß später echte Bakterien mit rein chlorophyllgrüner Färbung entdeckt wurden, ist bekannt.

Die Abbildungen, welche PERTY seinem Werke beigiebt, stechen sehr unvorteilhaft gegen die EHRENBERG's und DUJARDIN's ab, sie sind wenig geeignet — soweit es sich um Bakterien handelt — das Verständnis des Textes zu erleichtern.

Mit PERTY wurde zuerst das entwickelungsgeschichtliche Moment in die Systematik der Bakterien eingeführt. Seine Gattung Metallacter unterscheidet sich im wesentlichen dadurch von Bacterium, daß sie außer der Bacterium-ähnlichen Zelle noch einen zweiten Hygrocrocisähnlichen Entwickelungszustand besitzt, daß sie imstande ist, auch durch Teilung der einzelnen Zellen und Verbundenbleiben derselben Fäden zu bilden. Ein zweites entwickelungsgeschichtliches Moment

ist die allerdings nur vermutete Sporenbildung bei Sporonema. Die kritische Sichtung der EHRENBERG'schen Arten der Vibrionia hat allerdings heute keine Bedeutung mehr, wie überhaupt zunächst die Artfrage auf den weiteren Verlauf der Entwickelung der Bakteriensystematik ohne Einfluß war.

PERTY faßt die Bakterien allerdings noch als Tiere auf, betont aber die Möglichkeit, die ganze Gruppe der Phytozoidia zum Pflanzenreich zu stellen und weist im vorhergehenden Teil, speciell bei seinen Vibrioniden, wiederholt auf die nahe Verwandtschaft zum Pflanzenreich hin. Er unterscheidet öfters zwischen einem animalischen und einem vegetabilischen Zustand, welche oft rasch ineinander übergehen können.

Ob die niedersten Organismen, speciell die Vibrioniden, durch Urzeugung entstehen können, oder ob sich die Anfänge, aus denen sie sich entwickeln, durch ihre Kleinheit dem forschenden Auge entziehen, läßt er unentschieden. Bei manchen Arten glaubt er diese Anfänge, aus denen sich später Vibrionen entwickelten, erkannt zu haben, als äußerst kleine, unmeßbare und kaum wahrnehmbare Körperchen. Er hat wohl öfters — wie bei seinem Spirillum rufum — andere, sehr kleine Bakterienarten, Kokken u. s. w. für diese Anfänge gehalten und sich, wie bei dem genannten Organismus, gerade durch die Farbe täuschen lassen. Die Artkonstanz hält er wohl aufrecht, und wenn er von einem Uebergehen des Spirillum Undula in das Spirillum tenue spricht, so hält er das letztere eben nur für einen Entwickelungszustand des Sp. Undula. Geißeln beobachtete PERTY nicht, und die Bewegung ist ihm keine durch Bewegungsorgane veranlaßte, sondern eine passive, wenigstens bei den Bakterien nur eine „scheinbar willkürliche". Bezüglich der „Blasten", die er bei Chromatium angiebt und die er ebenfalls wie EHRENBERG mit der Fortpflanzung in Verbindung bringt, ist wohl als sicher anzunehmen, daß er die Schwefelkörnchen dafür gehalten hat.

Ein wesentlicher Fortschritt in der Erkenntnis des Wesens der Bakterien wurde durch FERDINAND COHN's „Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der mikroskopischen Algen und Pilze" herbeigeführt (6). Er fügt zu den EHRENBERG'schen Bakteriengattungen noch eine neue hinzu, Zoogloea, deren Diagnose er folgendermaßen faßt: Cellulae minimae, bacilliformes, hyalinae, gelatina hyalina in massas mucosas globosas, uvaeformes, mox membranaceas consociatae, dein singulae elapsae, per aquam vacillantes. Als Art dieser Gattung nennt er Zoogloea Termo = Bacterium Termo DUJ. = Vibrio Lineola EHRENB. Seine Gattung Zoogloea umfaßt also die Ruhezustände mancher Bakterienarten, deren Membran zur Gallertbildung neigt.

Wichtiger für die Systematik, als die Aufstellung einer nur gewissen Entwickelungsstufen mancher Bakterien entsprechenden Gattung, war die zum ersten Mal von COHN klar ausgesprochene Ansicht, daß gewisse, wenn nicht alle Vibrionen zu den Pflanzen gehören und zu den Wasserpilzen zu stellen seien. Sie wurden damit aus ihrer bisherigen ziemlich unnatürlichen Verwandtschaft befreit und an diejenige Stelle verwiesen, wohin sie naturgemäß gehören, wenn man ihre nächsten lebenden Verwandten berücksichtigt.

Der Begriff des Wortes „Wasserpilze" ist freilich ein etwas unklarer und hat im Lauf der Zeit wohl eine andere Deutung er-

halten, in demselben Maße, als sich unsere Kenntnis bezüglich der Formen und des Wesens der niedersten Pflanzen erweiterte, und sich eine systematische Trennung auf diesem Gebiete vollzog. Gattungen wie Hygrocrocis, an die sich die Vibrionia nach dem damaligen Stande des Wissens hätten zunächst anschließen müssen, sind ganz eingezogen worden, andere, wie Chionyphe und Mycocoelium, sind trotz verschiedentlicher Exsiccaten nicht mehr mit Sicherheit wiederzuerkennen, weil unter gleichem Namen nicht nur verschiedene Organismen ausgegeben wurden, sondern auch, weil die Exsiccaten kein reines Material enthielten. Noch andere Gattungen, wie Stereonema und zum Teil Cryptococcus (vini), sind gar keine Organismen, sondern nur Gallertstielchen einer Flagellate (Anthophysa vegetans), resp. organische Niederschläge verschiedenartiger Natur. Wieder andere Gattungen, wie Beggiatoa und Sarcina, sind zu den Bakterien gezogen worden, und so hat sich denn das, was man damals Wasserpilze nannte, ziemlich aufgelöst.

Daß aber Cohn die Stellung der Vibrionia dennoch richtig erkannte, zeigt sein Hinweis auf die nahe Verwandtschaft mit den Algen. Durch die gallertartige Struktur seiner Gattung Zoogloea wurde er an Palmella und Tetraspora erinnert, und in der That zeigen die Bakterien in vielen Punkten eine gewisse Aehnlichkeit mit manchen Protococcoideen. Noch zweifelloser tritt aber die Verwandschaft der Vibrionia mit gewissen Spaltalgen hervor, und Cohn ist der erste gewesen, der die auffallenden Parallelen zwischen Bakterien und Spaltalgen nachwies. Er weist darauf hin, daß die farblose Spirochaeta plicatilis sich durch nichts als die Farblosigkeit von den grünen Spirulinen unterscheidet und rechnet sie auch als Spirulina plicatilis diesen zu.

Die Schlüsse, die er aus seinen Untersuchungen zieht, bedeuten gewissermaßen den Anfang einer neuen Richtung in der Systematik der Bakterien und sind deshalb von hervorragender Wichtigkeit, wenn sie auch gegenwärtig nur ein historisches Interesse haben. Sie lauten:

1) Die Vibrionien scheinen alle ins Pflanzenreich zu gehören, indem sie eine unmittelbare nahe Verwandtschaft mit offenbaren Algen bekunden.

2) Entsprechend ihrer Farblosigkeit und ihrem Vorkommen in faulenden Infusionen gehören die Vibrionien in die Gruppe der Wasserpilze (Mycophyceae).

3) Bacterium Termo ist die bewegliche Schwärmform einer mit Palmella und Tetraspora zunächst verwandten Gattung (Zoogloea).

4) Spirochaete plicatilis gehört zur Gattung Spirulina, der wir sie geradezu als eigene Art (etwa als Spirulina plicatilis) anschließen können.

5) Die langen, sich nicht schlängelnden Vibrionien (Vibrio Bacillus etc.) reihen sich an die zarteren Formen von Beggiatoa (Oscillaria) an.

6) Die kürzeren Vibrionien und Spirillen entsprechen zwar in Form und Bewegungsgesetzen den Oscillarien und Spirulinen, doch kann ich über ihre wahre Natur noch keine bestimmte Ansicht aussprechen.

Gelegentlich eines Vortrages über eine Krankheit der Seidenraupen (1, p. 133) gebraucht Nägeli zum ersten Mal den Namen

Schizomyceten für eine Gruppe von Organismen, zu denen er außer dem Erreger der genannten Krankheit, Nosema bombycis, noch Umbina aceti (Essigmutter), Bacterium, Vibrio, Spirillum, Hygrocrocis und Sarcina rechnet. Der Satz: „Ueber die Bedeutung der Gruppe Schizomycetes, ob es Pflanzen oder Tiere oder krankhafte tierische oder vegetabilische Elementarteile seien, darüber giebt die anatomische Struktur keinen Aufschluß; daß es Pflanzen und keine Tiere seien, dafür liegen wenig Gründe vor", charakterisiert NÄGELI's Anschauungen gegenüber diesen Organismen hinreichend. In den im Jahre 1848 erschienenen Gattungen einzelliger Algen (48) erklärt er direkt, daß die Pilze im Gegensatz zu den Algen auch durch Urzeugung entstehen könnten.

Die Urzeugung, soweit es sich um Bakterien handelt, ist von jeher von der einen Seite ebenso lebhaft bestritten, wie von der anderen verteidigt worden. In früherer Zeit dehnte man die Eigenschaft, durch generatio spontanea entstehen zu können, auf alle niederen Organismen überhaupt aus, bis mit der immer weiter fortschreitenden Kenntnis der mikroskopischen Wesen schließlich nur die Bakterien für die Urzeugung reserviert blieben. Die Entwickelung des Streites über die Urzeugung hat deshalb bis zu diesem Punkte kein specielles Interesse für die Systematik der Bakterien; von dem Augenblick aber, wo man nur diese noch durch Urzeugung entstehen ließ, gewann sie auch eine besondere Bedeutung für die Entwickelung der Bakteriensystematik. Denn eine Trennung der einzelnen beobachteten Formen in naturhistorische Arten und Gattungen ist ja nur möglich unter der Voraussetzung, daß diese Arten und Gattungen denselben Naturgesetzen unterliegen wie andère Organismen.

Mit NÄGELI's oben ausgesprochener Anschauung ist nun gewissermaßen die eine der beiden Richtungen begründet, in denen sich die systematische Forschung in der Bakteriologie weiterbewegte: der Pleomorphismus der Species oder im Extrem die Leugnung distinkter Arten überhaupt. Und es ist natürlich, daß diese Richtung bei dem großen Ansehen NÄGELI's zunächst unter den Botanikern an Boden gewann und die Mehrzahl bakteriologischer Arbeiten nicht zum Vorteil der Bakteriologie in den nächsten Jahren unter dem Einfluß dieser Anschauungen stehen. Es kam hierzu noch der Umstand, daß in jene Periode auch die Entdeckung eines weitgehenden Pleomorphismus gewisser Pilze fiel, welcher durch experimentelle Untersuchungen außer Zweifel gestellt wurde. Man zog hieraus auch Schlüsse für die Bakterien und gelangte dabei zu Resultaten, die in ihren Extremen sehr unerwartet und überraschend waren. Die Bestrebungen der Mehrzahl aller damaligen Bakteriologen richteten sich auf die Erforschung der Krankheitserreger; sie schienen eine kurze Zeit lang von Erfolg gekrönt zu sein, aber diese Erfolge verschwanden sehr rasch, als sich kritische Nachprüfungen den plötzlich aufgetauchten und mit großem Geschrei der Welt verkündeten Entdeckungen anschlossen. Jetzt — nach 30 Jahren — haben diese Arbeiten kaum noch historisches Interesse, denn sie haben wohl eine Zeitlang die Weiterentwickelung der Systematik zu hemmen vermocht und auf Seitenwege geleitet, aber gleich so gründlich, daß man diese Seitenwege wieder bis zum Ausgangspunkt zurück mußte, um erfolgreich weiter zu arbeiten.

Ihren prägnantesten Ausdruck findet diese Richtung in den Arbeiten ERNST HALLIER's (18—27), dessen leider völlig falsche Methode

bei der Anstellung seiner Züchtungsversuche ihn um die Früchte einer großen aufgewandten Arbeit gebracht hat. Sind auch die Resultate seiner Untersuchungen längst als irrig erwiesen, so bleibt ihm doch das Verdienst, den Weg der experimentellen Lösung bezüglich der Frage nach dem Ansteckungsstoff beschritten zu haben. Indirekt hat er durch seine Irrtümer der Bakteriologie genützt, indem er durch seine Veröffentlichungen eine Fülle von Arbeitskraft der Lösung dieser wichtigen Frage zuwandte; denn zahlreiche Forscher nahmen nun die Untersuchung der ansteckenden Krankheiten nach den lebenden Erregern von neuem auf, nachdem sie sich viele Jahre hindurch, durch Mißerfolge entmutigt, davon abgewandt hatten. Kam nun zwar bald eine Reaktion, als man die HALLIER'schen Angaben nicht bestätigt fand, so waren dabei doch einzelne Entdeckungen gemacht worden, die einer weiteren Forschung wert schienen, und der einmal unter der Asche glimmende Funke kam nicht mehr zum völligen Erlöschen. Dieses zweifellose Verdienst HALLIER's ist ungewürdigt geblieben; die Kritik hat sich nur mit seinen Irrtümern befaßt und dabei vergessen, daß er den Anstoß zur Weiterentwickelung der Bakteriologie auf einem für die Menschheit hochwichtigen Gebiete gegeben hat.

Anders freilich steht es mit seinen Resultaten hinsichtlich der Bakteriensystematik, die durch ihn einen erheblichen Rückschritt erfuhr. Seine unklaren Auffassungen der verschiedenen Pilzgruppen und Entwickelungsformen machen es überaus schwierig, ein richtiges Bild von dem zu gewinnen, was er eigentlich in seinen zahlreichen Schriften beschreibt, was er gesehen hat und was er sich nur aus dem Gesehenen konstruiert. Die Einzelheiten sind aber auch, da sie kein aktuelles Interesse mehr besitzen, ziemlich gleichgiltig, und man kann von dem großen Ballast der Namen und Entwickelungsformen absehen.

Ihm sind die Pilze und besonders die Gattung Penicillium außerordentlich vielgestaltige Wesen. Bezüglich der pflanzlichen Parasiten des menschlichen Körpers sagt er (20, p. 33): „die hierher gehörigen Pilze gehören zu der kleinen Zahl, welche eine große Elasticität der Lebensfähigkeit unter den verschiedensten Bedingungen besitzen. Sie können daher allerdings, wie das Penicillium glaucum RK., auf dem verschiedenartigsten Boden fortkommen, aber die Form ihrer Vegetation wird dabei außerordentlich verändert, daß man eben deshalb die verschiedenen Formen als verschiedene Arten beschrieb, deren jede eines ganz bestimmten Mutterbodens bedürfe." Hierdurch ist sein Standpunkt charakterisiert: verschiedener Nährboden, überhaupt verschiedene äußere Bedingungen bringen bei gewissen Pilzen derartige Formverschiedenheiten zum Ausdruck, daß man dieselben als verschiedene Gattungen und Arten aufgefaßt hat. Er leugnet den Speciesbegriff durchaus nicht, aber seine Arten sind ungeheuer pleomorph und besonders dadurch charakterisiert, daß sie sich in ihren Entwickelungszuständen durch eine mehr oder weniger große Zahl verschiedener bisheriger Gattungen hinziehen. Die bisher angenommenen Arten *einer* Gattung sind für ihn verschieden, aber andere Gattungen enthalten nur andere Entwickelungsstufen dieser Arten. So kommt das gewöhnliche Penicillium glaucum in 7 verschiedenen Entwickelungsreihen vor:

1) Schimmelreihe,
2) Achorionreihe,
3) Reihe der Gliederhefe,
4) Leptothrixreihe,
5) Leptothrixhefe,
6) Torulareihe,
7) Acrosporonhefe.

In diesen 7 Reihen bedeutet die erste diejenige Form, welche das echte Penicillium glaucum repräsentiert. Die zweite dagegen, in welche die erste durch einfache Verimpfung in die menschliche Haut übergeht, wird durch die Gattung Achorion eingenommen, die dritte ist Oidium lactis, die vierte durch einen unter dem Namen Leptothrix buccalis REM. bekannten Spaltpilz. Aber schon hier werden alle möglichen anderen Dinge hineingebracht. Die Leptothrixreihe wird erhalten, wenn man Pinselsporen in reines Wasser säet. Dieselben platzen nach 24 Stunden auf und entlassen ihren feinkörnigen Inhalt in Gestalt winziger Schwärmer, welche sich später festsetzen und zu Leptothrix heranwachsen. Hier schließt HALLIER aber eine wunderliche Warnung an, die klar erkennen läßt, daß er die Grenze zwischen Bakterien und Pilzen an einer Stelle zieht, wo sie auch nach dem damaligen Stande der Wissenschaft niemals hätte gezogen werden sollen. Er sagt (20, p. 68): „Ich kann die Besprechung der Leptothrix nicht schließen, ohne nochmals zu warnen vor der Verwechselung dieser Pilzbildungen mit Vibrionen und Bakterien." Er betrachtet die Vibrionen und Bakterien als Tiere und glaubt sie als solche nicht irgendwie mit den Pilzen in Verbindung bringen zu dürfen, übersieht aber dabei, daß er fortwährend mit Organismen zu thun hat, die man als Monas, Vibrio und Bacterium gerade diesen Wesen zurechnete. Er konstruiert einen Unterschied seinen Anschauungen zu Liebe, wo überhaupt keiner existiert. Seine fünfte Reihe wird durch die Hefepilze (Cryptococcus = Saccharomyces cerevisiae) gebildet. Die sechste Torulareihe wird wohl, wenigstens nach der Abbildung (Taf. III, Fig. 20 der pflanzlichen Parasiten) zu schließen, ebenfalls durch einen Sproßpilz repräsentiert. Sie soll auch mit Hormiscium synonym sein. In die siebente Reihe gehören u. a. Trichophyton tonsurans. Dies alles sind Vegetationsformen des Penicillium glaucum! Den kleinsten Formen, welche er namentlich als die Erreger der ansteckenden Krankheiten ansah und welche eine rundliche Gestalt besaßen, aber ebenfalls nur Entwickelungsformen von Pilzen sein sollten, legte er den Namen Micrococcus bei. Dieser Name hat sich erhalten, freilich in so anderer Bedeutung, daß er mit dem HALLIER'schen schlechterdings nichts mehr gemein hat.

Ich habe das Beispiel des Penicillium glaucum aus den HALLIER'schen Arbeiten gewählt, um den Wert seiner Forschungen für die Systematik zu charakterisieren; ein weiteres Eingehen auf die HALLIER'schen Arbeiten und ähnliche Produkte jener Zeit ist für den hier verfolgten Zweck überflüssig, zumal in dem Kapitel über Pleomorphismus noch Einzelnes zu besprechen ist. Nur auf die Arbeiten von JOHANNA LÜDERS (40) mag hier noch kurz eingegangen werden, weil sie das, was HALLIER unbewußt gethan hat, nämlich die Bakterien als Abkömmlinge der Pilze angesehen, offen und klar ausspricht. Nach ihren Angaben treten in dem Plasma der Sporen von Mucor oder Botrytisarten farblose, mitunter schwach glänzende Körnchen auf, welche sich

bei der Keimung aus den Sporen durch die Haut herauswinden. „Meistens sind schon beim Austreten der Spore 2—3 Körnchen durch eine gemeinschaftliche hyaline Hülle zu einem Stäbchen vereinigt, welches, wenn es die Spore verlassen hat, die zitternde Bewegung behält und sich durch dieselbe oft weit von der Spore entfernt, ehe es zur Ruhe kommt. Die Bewegung wird durch eine sehr zarte Geißel vermittelt, die beständig Schraubenwindungen beschreibt." In dieser Weise gehen Bakterien aus Pilzsporen hervor (vergl. unten LISTER's Anschauung), und ebenso können Hefepilze sowohl aus Bakterien, wie aus Pilzen entstehen.

Gegen diese Ansicht, daß Vibrionen von Pilzen stammen, tritt HALLIER (27) zunächst sehr energisch auf, während er selbst gerade denselben Irrtum begeht und außerdem noch für einen viel weiter gehenden Polymorphismus eintritt.

Ebenfalls auf dem Boden einer unbeschränkten Vielgestaltigkeit der Bakterien steht BILLROTH's Coccobacteria septica (5). Aber wenn HALLIER distinkte Arten annimmt und diese in ihren verschiedenen Entwickelungsreihen durch verschiedene Gattungen und heterogene Gruppen von Pilzen verfolgt, so bestreitet BILLROTH einen Zusammenhang der Bakterien mit den Schimmelpilzen und Hefepilzen, nimmt aber an, daß alle Bakterienformen ineinander übergehen können und deshalb als eine einzige Art Coccobacteria septica, welche er als Gattung zu den Oscillarien stellt, aufzufassen seien. Täuschte sich BILLROTH auch in seiner Annahme von dem Pleomorphismus der Bakterien, so hat sein umfassendes Werk doch eine Fülle ausgezeichneter Beobachtungen geliefert, die von einschneidender Bedeutung für die Formkenntnis der Bakterien geworden ist. Man darf sich freilich nicht an seine eigenartige, den Standpunht der beschreibenden Naturwissenschaften völlig vernachlässigende Behandlung des Stoffes kehren; als Mediziner fehlte ihm die systematische Schulung auf diesem Gebiete, und dies macht sich überall bemerkbar. Auch seine Terminologie wird heute manchem überflüssig erscheinen, und doch knüpfen sich gerade an sie die wichtigsten und bleibenden Erfolge seiner Arbeit. Denn wenn auch die Namen meist nicht gebraucht worden sind, so haben sie doch zur Bezeichnung charakteristischer Wuchsformen, die erst durch BILLROTH beschrieben und scharf unterschieden wurden, eine gewisse Bedeutung zu beanspruchen.

Er trennt seine Vegetationsformen der Coccobacteria septica nach der Form der Zellen in „Coccos" mit runden und „Bacteria" mit cylindrischen Gliedern. Die „Coccos" sind wieder je nach ihrer Größe Micrococcos, Mesococcos, Megacoccos. Aus diesen entsteht Gliacoccos, wenn sich die Zellen mit einer Schleimhülle umgeben, und wenn diese schleimige Platten bilden, einschichtige Schleimhäute, so werden sie zu Petalococcos. Bilden sie dagegen schleimige Gallertklümpchen, bei denen der Coccos in einer besonderen Hülle steckt — die Abgrenzung im Sinne BILLROTH's gegenüber Gliacoccus ist etwas künstlich — so werden sie Ascococcos genannt. Streptococcos entstehen durch perlschnurartige Aneinanderlagerung der Teilungsprodukte. Die entsprechende Bedeutung haben die Namen Bacteria, Microbacteria, Mesobacteria, Megabacteria, Gliabacteria, Petalobacteria, Streptobacteria. Die Regeln der botanischen Nomenklatur werden von ihm nicht beachtet und zwar, wie er angiebt, weil er nur die Wuchsformen charakterisieren, aber nicht Gattungen aufstellen will.

Der Uebergang einer Form in die andere ist übrigens nicht in allen Fällen möglich; so kann wohl Megacoccus in Micrococcus zerfallen, aber niemals ersterer aus letzterem entstehen etc., ein Thema, welches noch im Kapitel Pleomorphismus berührt werden wird. Wichtig ist auch seine Beobachtung von Dauersporen, die er jedoch, wie es scheint, oft auch mit vegetativen Kokkenzellen verwechselt. Die Kapitel über die Wundkrankheiten, die den größeren Teil des Werkes ausmachen, enthalten keine hierhergehörigen Angaben.

Nicht ganz so weit geht vielleicht KLEBS in seinen Anschauungen (33—37), während er andererseits allerdings wieder zu Resultaten gelangt, die bis zu einem gewissen Grade an die HALLIER'schen erinnern. Während er nämlich einerseits das Vorhandensein verschiedener Arten unter den Bakterien annimmt und namentlich hinsichtlich der pathogenen Bakterien dafür zahlreiche Beweise beizubringen sucht, geht er andererseits wieder auf die Annahme eines extremen Pleomorphismus zurück. Er glaubte namentlich bei den Organismen der Wundinfektionen (Microsporon septicum) und der Diphtherie (Microsporon diphtheriticum KLEBS) eine große Verschiedenheit in den Entwickelungszuständen beobachtet zu haben, und zieht Formen in diesen Entwickelungskreis, die schlechterdings mit Bakterien nichts mehr gemein haben. Er beobachtete Bakterien in feuchter Kammer und schloß aus den Erscheinungen, daß sich die eingestellten Stäbchen durch Längsteilung vermehrten. Außerdem fand er eigentümliche gelbe amöboide Plasmakörper und Plasmaballen, aus denen in eigentümlicher Weise sich neue Bakterien entwickelten, die sich mit den amöboiden Körpern zu einer homogenen Plasmaschicht vereinigten. Diese Schicht bildete dann den Ausgangspunkt einer neuen Entwickelungsreihe. Er beobachtete ferner auch, daß in dem Entwickelungsgang dieser Organismen sowohl Mikrokokken als Stäbchen auftraten, und glaubte hierdurch berechtigt zu sein, die COHN'sche Trennung von Stäbchen und Kokken zu verwerfen. Dagegen fand er (35) auch Formen, die keine Plasmaballen bildeten und die er deshalb als Monadinen den Mikrosporinen entgegenstellte. Später kam er jedoch zur Ueberzeugung, daß es auch Bakterien gäbe, die nur in der Mikrokokkenform (36) oder nur in der Stäbchenform (37) auftreten, und daß also die Aufstellung der COHN'schen Gattungen eine Berechtigung habe.

Die KLEBS'schen Arbeiten sind im allgemeinen wenig beachtet worden und haben auf den weiteren Gang der Entwickelung auf dem Gebiete der Bakteriensystematik keinen nennenswerten Einfluß geübt. Sie beanspruchen aber dadurch ein gewisses historisches Interesse, daß sie von den krassen Auswüchsen der polymorphistischen Lehre HALLIER's zu Anschauungen ZOPF's und anderer überleiten. Sie sind auch dadurch charakteristisch, daß sie neben außerordentlich polymorphen, den HALLIER'schen ähnlichen Arten gleichzeitig das COHN'sche System anerkennen, welches ja eigentlich der schroffste Gegensatz zu jenen ist. Auch verhältnismäßig spät hat KLEBS noch an dem Vorhandensein des Microsporon diphtheriticum festgehalten, wenngleich er daneben auch eine durch Stäbchen hervorgerufene Diphtherie annahm.

Die Reihe der für die Entwickelung der Bakterienkunde grundlegenden Arbeiten COHN's beginnt mit der Beschreibung der Crenothrix polyspora (7). Da die Arbeiten dieses Forschers in den sieb-

ziger Jahren ein zusammengehöriges Ganzes bilden, so mögen sie hier auch im Zusammenhang besprochen werden, obwohl einige wichtige Arbeiten anderer Autoren der Zeit nach dazwischenfielen.

COHN stellt seine neue Gattung Crenothrix zwischen die Algengattungen Lyngbya und Chamaesiphon, indem er betont, daß der Mangel an Phycochrom nicht die Algennatur ausschließe, weil auch Beggiatoa und Spirochaete den Algen zugerechnet würden. Daß dieser Organismus eine verhältnismäßig hohe Entwickelung besitzt und namentlich hinsichtlich seiner Fortpflanzung einen ganz eigenen Typus repräsentiert, wurde schon von COHN erkannt. Er unterscheidet eine Mikro- von einer Makrogonidienbildung und findet terminale, meist angeschwollene und mit feinkörnigem Plasma erfüllte Zellen, von denen er annimmt, daß es Sporen seien, obgleich es ihm nicht gelang, ihre weitere Entwickelung zu verfolgen. Die eigentümliche Teilung vor der Gonidienbildung wird ebenfalls beschrieben.

Ungleich wichtiger war seine 1872 erschienene Arbeit über Bakterien (8). Zunächst erkennt COHN, daß die Vibrionen „wenn dieselben auch gewisser Biegung fähig sind", sich durch rasche Rotation bewegende Spiralen sind, deren scheinbar schlängelnde Bewegung auf optischer Täuschung beruht. Ihr Körper ist nicht flexil, sondern formbeständig und in der Ruhe nicht gerade, sondern gekrümmt. Der Unterschied, den EHRENBERG zwischen Spirillum und Vibrio machte, existiert also nicht, und die letztere Gattung muß anders begründet werden.

Gegenüber den Anschauungen PERTY's, HOFFMANN's und KARSTEN's spricht COHN seine Ueberzeugung aus, daß „die Bakterien sich in ebenso gute und distinkte Arten gliedern, wie andere niedere Pflanzen und Tiere, und daß nur ihre außerordentliche Kleinheit, das meist gesellige Zusammenwohnen verschiedener Species sowie die Variabilität der Arten die Unterscheidung in vielen Fällen für unsere heutigen Mittel unmöglich macht". Namentlich die größeren Bakterienformen und unter diesen wieder besonders die Spirillen lassen sich so gut, wie Algen voneinander unterscheiden und bilden auch keine ineinander übergehenden Zwischenformen. Die Frage, ob Bakterien, die sich morphologisch gar nicht oder nur unbedeutend unterscheiden, physiologisch dagegen konstante Verschiedenheiten zeigen, auch als verschiedene Arten aufzufassen sind, glaubt COHN in der Weise entscheiden zu können, daß er annimmt, es würden sich bei weiterer Vervollkommnung der Instrumente und Methoden noch morphologische Unterschiede erkennen lassen. Andererseits könnten aber auch physiologische Varietäten einer Art entstanden sein, ähnlich wie es beim Mandelbaum der Fall sei.

COHN faßt eine größere Anzahl von Formen als Bakterien zusammen und charakterisiert sie als: „chlorophylllose Zellen von kugeliger, oblonger oder cylindrischer mitunter gedrehter oder gekrümmter Gestalt, welche ausschließlich durch Querteilung sich vermehren und entweder isoliert oder in Zellfamilien vegetieren". Er trennt allerdings von ihnen noch die „farblosen Oscillarien (Beggiatoa)"[1]). Das

1) Vielleicht schließt er auch Sarcina von den Bakterien aus, wenn er sagt: „Auch Teilung übers Kreuz, durch Scheidewände, die aufeinander senkrecht stehen, kommt, wenigstens bei freien Bakterien, nie vor; sie begründet eben eine besondere Gattung der Schizomyceten,

Bakterien-Protoplasma ist nach ihm flexil, die Zellen besitzen eine Membran, die nicht eiweißartig, sondern celluloseartig ist oder aus einem andern nahestehenden Kohlehydrat besteht, denn sie ist durch Kalilauge und Säuren nicht zu zerstören und wiedersteht der Fäulnis sehr lange. Sie ist direkt unter dem Mikroskop wahrnehmbar, ist quellbar und bei manchen Arten biegsam, aber niemals so weit, daß sie wirkliche Schlängelung gestattet, bei anderen starr. Eine Astbildung, wie sie DUJARDIN für Vibrio ambiguus angiebt, kommt bei den Bakterien nicht vor, ebensowenig kann COHN eine Gliederung der Stäbchen in kurze Scheibenzellen oder Kugeln, wie sie EHRENBERG abbildet, finden. Als möglich wird die Bildung von Sporen oder Ruhezuständen bezeichnet und diese mit der Entstehung der geschwänzten und mit einem Köpfchen versehenen Formen in Verbindung gebracht.

COHN teilt die Bakterien unter Beibehaltung der älteren Namen in vier Gruppen:

Tribus I: Sphaerobacteria (Kugelbakterien).
Gattung 1. Micrococcus char. emend.
Tribus II: Microbacteria (Stäbchenbakterien).
Gattung 2. Bacterium char. emend.
Tribus III: Desmobacteria (Fadenbakterien).
Gattung 3. Bacillus n. g.
Gattung 4. Vibrio char. emend.
Tribus IV: Spirobacteria (Schraubenbakterien).
Gattung 5. Spirillum EHRENBERG.
Gattung 6. Spirochaete EHRENBERG.

Die Kugelbakterien sind sehr klein, von kugeliger oder ovaler Form, infolge der Teilung oft zu 2 aneinander hängend oder kettenbildend. Teilung nach 2 Richtungen des Raumes wird nicht erwähnt und wohl auch nicht angenommen. Sie sind unbeweglich. COHN teilt sie nach ihrer physiologischen Thätigkeit in chromogene, zymogene und pathogene. Zu den ersteren rechnet er Micrococcus prodigiosus (= Monas prodigiosa EHRENBERG), M. luteus mit unlöslichen und M. aurantiacus, M. chlorinus, M. cyaneus und M. violaceus mit löslichen Pigmenten. Einige Farbstoffbakterien (die der blauen und gelben Milch, des spangrünen Eiters, sowie Bacteridium bruneum) rechnet COHN nicht zu den Mikrokokken (wie NÄGELI fälschlich behauptete). Unter den zymogenen Bakterien ist M. ureae als Erreger der Harnstoffgärung und M. candicans genannt, unter den pathogenen M. vaccinae, M. diphtheriticus, M. septicus, M. bombycis, deren Bedeutung heutzutage freilich eine andere geworden ist, als COHN damals annahm.

Die Microbacteria sind gegenüber den Sphaerobacteria durch ihre stäbchenförmige Gestalt charakterisiert, gegenüber der folgenden Gruppe durch den Mangel der Fadenbildung. Sie enthalten 2 Arten, B. Termo und B. Lineola.

Die dritte Gruppe, Desmobacteria, besitzt stäbchenförmige und zwar Bacillus gerade, Vibrio wellig gebogene oder gelockte Stäbchen, welche zu Fäden auswachsen können.

---

welche, wie die berühmte Sarcina ventriculi GOODSIR in den Magenflüssigkeiten, von anderen Beobachtern auch in anderen Organen gefunden werden" (p. 139). Auch in seiner Uebersicht p. 146 fehlt Sarcina.

Die neue Gattung Bacillus besitzt 2 Arten, B. subtilis und B. Ulna, von denen namentlich die erstere von größtem Interesse ist, da von ihr aus die meisten in die nächste Zeit fallenden morphologischen und entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen ausgehen und sie gerade dieser Untersuchungen wegen eine große Bedeutung erlangt hat. Auf die Einzelheiten von COHN's Angaben ist an anderen Stellen aufmerksam gemacht. Auch Bacillus anthracis wird hier bereits als Erreger des Milzbrandes beschrieben. Die Gattung Vibrio enthält 2 Arten, V. Rugula und V. serpens. COHN unterscheidet Vibrio durch seine wellige Biegung von den schraubig und enger gewundenen Spirillen.

Die Schraubenbakterien enthalten die Gattungen Spirochaete mit flexiler und langer, eng gewundener Schraube und nur einer Art, Sp. plicatilis, und Spirillum mit starrer, kürzerer und weitläufigerer Schraube. Zu der letzteren Gattung gehören Sp. tenue, Undula und volutans, welches er besonders genau untersuchte und an welchem er an beiden Polen ohne Färbung einen Geißelfaden beobachtete. Eine Gliederung seiner Spirillen konnte er nicht wahrnehmen und hält deshalb, sowie wegen des Auffindens einer Geißel bei Sp. volutans, eine Verschiedenheit zwischen Spirillum und Ophidomonas für unwahrscheinlich.

Sehr ausführlich bespricht COHN die verwandtschaftlichen Beziehungen der Bakterien und stellt dabei fest, daß sie keine solchen zu offenbaren Tieren haben. Schon 1871 in einem Vortrage (4 u. 28) hatte er seine Ansichten über die natürliche Einteilung der Kryptogamen mitgeteilt. Die Kryptogamen zerfallen danach in 3 große Abteilungen, Thallophyta, Bryophyta und Pteridophyta, die erstgenannten wieder umfassen in 7 verschiedenen Ordnungen alle diejenigen Organismen, welche man bisher unter 3 verschiedene Klassen stellte, Pilze, Flechten und Algen. Die erste Ordnung wird von den Schizosporeae gebildet, deren erste Familie die Bacteriaceae (Schizomycetae) einnehmen, während die übrigen von den Schizophyceen gebildet werden. Soweit es sich um die Bakterien handelt, war aber die Begründung seiner Ansicht in dem Vortrage nur sehr kurz und unvollständig und wurde erst an dieser Stelle gegeben. Die Verwandtschaft der Bakterien zu den Tieren wird hier zum ersten Mal mit Entschiedenheit verneint; die Monaden müßten, sobald bei den anderen Bakterien auch Geißeln als Bewegungsorgane entdeckt würden, von den Tieren abgetrennt und zu den Bakterien gestellt werden, nicht etwa die Bakterien zu den Monaden und damit zu den Tieren.

Mit den Pilzen haben sie nur ein physiologisches Merkmal gemein, den Mangel an Chlorophyll oder einem äquivalenten Farbstoff und damit die Unfähigkeit, Kohlensäure zu assimilieren. In morphologischer und entwickelungsgeschichtlicher Hinsicht haben sie mit den Pilzen nichts gemein, dagegen sind sie äußerst nahe mit den blaugrünen Algen verwandt, von denen sie sich in manchen Formen nur durch ihre eigenartige Beweglichkeit und den Mangel an Phycochrom unterscheiden. Bei der Gegenüberstellung paralleler Formen beider Gruppen wird nun auch Sarcina zu den Bakterien gerechnet und mit Merismopedia verglichen, Micrococcus und Bacterium mit denjenigen Phycochromaceen, bei denen die Teilung nur nach einer Richtung geschieht, die Stäbchenbakterien mit Synechococcus, Zoogloea mit Gloeothece.

Die Verwandtschaft der Bakterien mit Schimmelpilzen oder

Saccharomyceten wird ebenfalls völlig in Abrede gestellt und der so oft behauptete Uebergang der einen in die andere durch die Anführung von Experimenten als unrichtig bewiesen.

In einer folgenden Arbeit (9) beschäftigt sich COHN zunächst mit einer Kritik der BILLROTH'schen Coccobacteria septica, bei welcher Gelegenheit er die wiederholt citierten und die induktive Behandlung der Bakterienforschung charakterisierenden, aber gar vielfach nicht gewürdigten Worte schreibt: „Denn ganz abgesehen von den Motiven, welche mich von vornherein zur Unterscheidung distinkter Species bei den Bakterien geführt, und die in neuerer Zeit noch wesentlich neue Unterstützung gewonnen haben, meine ich, daß es für die Fortentwickelung der Wissenschaft minder nachteilig ist, wenn selbst allzu viele Formen, die schließlich aus gemeinschaftlicher Quelle abgeleitet werden können, so lange und so weit als möglich auseinandergehalten werden, als wenn umgekehrt durch Zusammenwerfen verschiedenartiger Wesen auf deren specielle Erforschung von vornherein verzichtet wird." Man hätte meinen sollen, daß, nachdem der von der bakteriologischen Forschung einzuschlagende Weg so klar vorgezeichnet worden war, die pleomorphistischen Gelüste wenigstens einigermaßen verschwinden würden, aber das gerade Gegenteil war der Fall.

Von den BILLROTH'schen Namen acceptiert COHN einen, Ascococcus, für ein neues Genus, welches er mit der Art Asc. Billrothii beschreibt. Er charakterisiert diese Gattung, welche für gewisse Formen und Erscheinungen unter den Cyanophyceen Analogien bietet, in folgender Weise: „Ascococcus Billroth. char. emend. Cellulae achromaticae minimae globosae, densissime consociatae in familias tuberculosas globosas vel ovales irregulariter lobatas, lobis in lobulos minores sectis, capsula globosa vel ovali gelatinoso-cartilaginea crassissima circumdatas, in membranam mollem facile secedentem floccosam aggregatas." Nach COHN's Auffassung füllt diese Gattung eine Lücke zwischen Micrococcus und den nächst verwandten Chroococcaceengattungen Gloeothece, Microcystis, Polycoccus und Anacystis aus, von denen sich Ascococcus nur durch den Mangel des spangrünen Farbstoffes unterscheidet.

Hieran schließt sich eine wichtige Untersuchung „über pfirsichblütrote Färbungen an modernden Tier- und Pflanzenstoffen durch mikroskopische Organismen". Dieselbe hat für die Systematik der Bakterien insofern eine hohe Bedeutung, als hier zuerst die verschiedenen, jetzt unter dem Namen der „roten Schwefelbakterien" bekannten Arten zum ersten Mal zusammengefaßt und den Bakterien zugewiesen werden. COHN hält die einzelnen Formen scharf auseinander und warnt vor dem naheliegenden Bestreben, die verschiedenen Formen, wie es dennoch wiederholt geschehen ist (WARMING, 46, RAY LANKESTER, 47, ZOPF, 48), als Entwickelungsstadien einer Art aufzufassen. Er beobachtete und beschreibt von dieser Gruppe folgende Arten: Clathrocystis roseo-persicina, Monas vinosa, Monas Okenii, Rhabdomonas rosea n. sp., Monas Warmingii n. sp., Ophidomonas sanguinea. Er ist geneigt, die letztere Gattung zu streichen und mit Spirillum zu vereinigen, da seiner Ansicht nach auch bei den kleineren Formen dieser Gattung noch die Bewegungsorgane, als welche er die Geißeln ansieht, aufgefunden werden würden. Er macht ferner darauf aufmerksam, daß die Entscheidung über die Stellung

der mundlosen Monaden durch die Entdeckung der Geißeln bei echten Bakterien (Spirillum volutans) bedeutend näher gerückt sei, und daß es zunächst nur darauf ankäme, das Vorhandensein von Geißeln bei den anderen Bakterien nachzuweisen.

In derselben Abhandlung stellt COHN auch zwei neue Bakteriengattungen auf, deren erste, Myconostoc gregarium, ebenso wie Ascococcus durch ihre Gallertproduktion auffällt, aber gekrümmte, stäbchenförmige Glieder besitzt. Die zweite, Cladothrix mit der Art dichotoma, ist eine der interessantesten Bakterienarten, die wir kennen, und gehört zu den höchst entwickelten Formen. Sie erinnert durch ihre von COHN allerdings noch nicht beobachtete Schwärmerbildung an die höheren Algen und Pilze. Ebenso beschreibt COHN als Streptothrix Foersteri eine ihrer Stellung nach zweifelhafte Bakterienart, die wohl ebenso gut in die Gattung Cladothrix hätte untergebracht werden können.

Weiterhin bringt COHN einige wichtige Angaben über 3 pathogene Bakterien, Spirochaete Obermeieri, Bacillus anthracis und Micrococcus bombycis. Die erstgenannte, bis dahin fälschlich zu den Spirillen gestellt, erkennt er richtig als Spirochaete, die von der im Sumpfwasser gefundenen morphologisch kaum zu unterscheiden ist. Hinsichtlich des Bacillus anthracis spricht COHN die Vermutung aus, daß er ebenfalls Sporen zu bilden vermöge und daß gerade durch diese Sporen BOLLINGER's Ansicht über die Torulagestalt der Milzbrandstäbchen veranlaßt worden sei.

Zum Schluß macht COHN den Versuch, die Bakterien mit den Spaltalgen zu vereinigen, ein Versuch, der durch die damaligen Kenntnisse, wenigstens vom rein systematischen Standpunkt aus, vollkommen gerechtfertigt war. Er schlägt für diese niederste Algengruppe, der er die Bakterien einverleibt, den Namen Schizophytae vor und giebt folgende weitere Einteilung:

Schizophytae.

Tribus I. Gloeogenae.

Zellen frei oder durch Intercellularsubstanz zu Schleimfamilien vereinigt.

A. Zellen frei oder binär oder quaternär verbunden.

Zellen kugelig . . . . . Chroococcus NÄG.
Zellen cylindrisch . . . . . Synechococcus NÄG.

B. Zellen im Ruhezustand zu amorphen Schleimfamilien vereinigt.

a) Die Zellmembranen mit der Intercellularsubstanz zusammenfließend.

0 Zellen nicht phychochromhaltig, sehr klein.
Zellen kugelig . . . . . Micrococcus HALL. em.
Zellen cylindrisch . . . . . Bacterium DUJARD.

00 Zellen phycochromhaltig, größer.
Zellen kugelig . . . . . Aphanocapsa NÄG.
Zellen cylindrisch . . . . . Aphanothece NÄG.

b) Intercellularsubstanz aus ineinandergeschachtelten Zellhäuten gebildet.
Zellen kugelig . . . . . Gloeocapsa KG. NÄG.
Zellen cylindrisch . . . . . Gloeothece NÄG.

C. Zellen zu begrenzten Schleimfamilien vereinigt.

c) Zellfamilien einschichtig, in eine Zellfläche gelagert.

0 Zellen quaternär geordnet, in einer Ebene
Merismopedia MEYER.

OO Zellen ungeordnet in eine Kugelfläche gelagert.
Zellen kugelig; Familien netzförmig durchbrochen
Clathrocystis Henfr.
Zellen cylindrisch-keilförmig; Familien durch Furchung geteilt
Coelosphaerium Näg.

d) Zellfamilien mehrschichtig, zu sphäroidischen Zellkörpern vereinigt.
0 Zellenzahl bestimmt.
Zellen kugelig, quaternär geordnet, farblos
Sarcina Goods.
Zellen cylindrisch-keilförmig, ungeordnet, phycochromhaltig
Gomphosphaeria Kg.
OO Zellenzahl unbestimmt, sehr groß.
Zellen farblos, sehr klein . . . . Ascococcus Billr. emend.
Zellen phycochromhaltig, größer . . Polycystis Kg.
Coccochloris Spr.
Polycoccus Kg.

Tribus II. Nematogenae Rab.

Zellen in Fäden geordnet.

A. Zellfäden stets unverzweigt.

a) Zellfäden frei oder verfilzt.
0 Fäden cylindrisch, farblos, undeutlich gegliedert.
Fäden sehr dünn, kurz . . . . Bacillus Cohn.
Fäden sehr dünn, lang . . . . Leptothrix Kg. emend.
Fäden stärker, lang . . . . . Beggiatoa Trev.
OO Fäden cylindrisch, phycochromhaltig, deutlich gegliedert, Fortpflanzungszellen nicht bekannt . Hypheothrix Kg.
Oscillaria Bosc. u. a.
OOO Fäden cylindrisch, gegliedert, Gonidien bildend.
Fäden farblos . . . . . Crenothrix Cohn.
Fäden phycochromhaltig . . . Chamaesiphon u. a.
OOOO Fäden schraubenförmig
ohne Phycochrom:
Fäden kurz, schwach wellig . . Vibrio Ehr. em.
Fäden kurz, spiralig, starr . . Spirillum Ehr.
Fäden lang, spiralig, flexil . . Spirochaete Ehr.
phycochromhaltig:
Fäden lang, spiralig, flexil . . Spirulina Link.
OOOOO Fäden rosenkranzförmig.
Fäden ohne Phycochrom . . . Streptococcus Billr.
Fäden phycochromhaltig . . . Anabaena Bory.
Spermosira Kg. u. a.
OOOOOO Fäden peitschenförmig, nach der Spitze verjüngt
Mastigothrix u. a.

b) Zellen durch Intercellularsubstanz zu Schleimfamilien vereinigt.
0 Fäden cylindrisch, farblos . . Myconostoc Cohn.
OO Fäden cylindrisch, phycochromhaltig
Chthonoblastus, Lymnochlide Kg. u. a.
OOOO Fäden rosenkranzförmig . . . Nostoc, Hormosiphon u. a.
OOOOO Fäden peitschenförmig, nach der Spitze verjüngt
Rivularia Roth.
Zonotrichia Ag. u. a.

B. Zellfäden durch falsche Astbildung verzweigt.

0 Fäden cylindrisch, farblos . .	Cladothrix Cohn.
	Streptothrix?
00 Fäden cylindrisch, phycochromhaltig	
	Calothrix Ag.
	Scytonema Ag. u. a.
000 Fäden rosenkranzförmig . . .	Merizomyria Kg.
	Mastigocladus Cohn.
0000 Fäden peitschenförmig, nach der Spitze verjüngt	
	Schizosiphon Kg.
	Geocyclus Kg. u. a.

Dieses System hat den zweifellos nicht hoch genug anzuschlagenden Wert, die einfachen und nahen Beziehungen zwischen Bakterien und Spaltalgen in übersichtlicher Weise zur Anschauung zu bringen und die damals noch sehr unsichere systematische Stellung der Bak- zu fixieren. Es hat aber nach der anderen Seite auch einen bedenklichen Nachteil mit sich gebracht, man hat sich gewissermaßen daran gewöhnt, Bakterien und Spaltalgen als etwas vollkommen Zusammengehöriges zu betrachten, als Organismen, zwischen denen eine systematisch berechtigte Trennung nicht möglich sei. Erst in der letzten Zeit scheinen sich Forscher damit eingehender zu beschäftigen, die jedenfalls vorhandenen Unterschiede zwischen beiden Pflanzengruppen aufzudecken.

In einer 1876 erschienenen Arbeit (10) veröffentlicht Cohn seine Beobachtungen über die Sporen des Heubacillus, die zwar nicht in allen Punkten zutreffen, indessen doch zum ersten Mal die Entwickelungsgeschichte einer endosporen Bakterienart im großen und ganzen richtig wiedergeben. Wichtig ist dabei die Ansicht Cohn's, daß möglicherweise alle Bacillenarten Sporen bildeten und daß diese Eigenschaft sogar mit in den Charakter der Gattung gehören könne. Er weist auf die folgende Arbeit Koch's über den Bacillus anthracis hin, dessen Entwickelungsgeschichte derjenigen des Bacillus subtilis sehr ähnlich ist.

Mit dieser Arbeit schließt die Reihe der für die Systematik wichtigen Arbeiten Cohn's. Sein System hat zunächst, ganz abgesehen von seinem naturhistorischen Wert, den unbestreitbaren Vorzug, leicht anwendbar zu sein, und die geringe Zahl der damals bekannten Arten machte es nicht schwer, dieselben einzuordnen. Es war aber auch ein natürliches System, wenn auch die Eigenschaften und entwickelungsgeschichtlichen Verhältnisse damals noch nicht bekannt waren, die uns heute wieder auf dieses System zurückführen. Seine Gattungen (und z. T. auch die Arten) stützten sich auf morphologische Merkmale der äußeren Form und sie wurden daher auch später von vielen Forschern nur als Formgattungen aufgefaßt, d. h. als Gattungen, die eben nur eine bestimmte Gestalt der Bakterien bezeichnen sollten, denen aber eine naturhistorische Berechtigung nicht zukam. Diese Auffassung hat Cohn — entgegen den Angaben Hueppe's — nie gehabt; er stellte seine Genera allerdings nur nach Merkmalen der Form auf und betonte, daß dieselben nicht notwendig naturhistorischen Gattungen entsprechen müßten, weil zunächst jede entwickelungsgeschichtliche Kenntnis abgehe, der Beweis also fehle — aber er war

von vornherein der festen Ueberzeugung, daß seine Formgenera auch echte naturhistorische Gattungen seien. Nur standen ihm die Charaktere derselben noch nicht fest, sie mußten erweitert, ergänzt, teilweise selbst geändert werden, je nachdem eine intensivere Bearbeitung neue Eigenschaften und Thatsachen ans Licht förderte. Denn bei der außerordentlich geringen Kenntnis, die man damals überhaupt erst von den Bakterien hatte, bei der Umöglichkeit, die einzelnen Arten zu isolieren und getrennt zu beobachten, was ja nur ganz ausnahmsweise gelang, war es natürlich enorm schwierig, bestimmte Formen längere Zeit unter verschiedenen Verhältnissen zu beobachten und dieser oder jener Gattung zuzuweisen.

Was nun die einzelnen Gattungen anbetrifft, so war es allerdings schwierig, eine scharfe Grenze zwischen ihnen zu ziehen, und es würde heute bei der zahllosen Menge bekannter Arten unmöglich sein, die Gattungen in der von Cohn gegebenen Begrenzung aufrecht zu erhalten. Gleich die beiden ersten Gattungen, Micrococcus und Bacterium gehen ineinander über. Theoretisch ist der Unterschied ja ein gewaltiger, und man sollte meinen, daß kugelig und cylindrisch voneinander zu unterscheiden wären. Aber wenn diese beiden Formen nicht scharf ausgeprägt sind, so sind sie bei der Kleinheit der in Frage kommenden Organismen überhaupt nicht sicher zu erkennen. In der That finden wir nun zwischen Kugel und Ellipsoid einerseits und zwischen diesem und Cylinder andererseits alle nur denkbaren Zwischenformen. Wo hört hier der Micrococcus auf, und wo beginnt das Bacterium? Und selbst wenn man streng sich an das Wort Kugel hätte klammern wollen und nur die Arten mit vollendeter Kugelgestalt hätte als Mikrokokken bezeichnen wollen, so wäre man in Schwierigkeiten geraten. Denn erstens ist es selbst bei unseren heutigen so sehr viel leistungsfähigeren Mikroskopen oft sehr schwierig zu entscheiden, ob ein Körper von so geringen Dimensionen wirklich Kugelgestalt besitzt oder nicht, und zweitens kommen bei den Mikrokokken während lebhafter Wachstumsperioden stets Teilungszustände vor, die zwar bereits eine Teilungswand besitzen, aber nicht erkennen lassen und in diesem Zustande ausgesprochen ellipsoide Gestalt haben. Man ging aber damals durchaus nicht so konsequent vor, sondern rechnete auch noch Arten mit stark ausgeprägten ellipsoiden Formen, wie den Bacillus prodigiosus, zu den Mikrokokken.

Ebenso würde die Gattung Sarcina, wie sie von Cohn gefaßt wurde, unseren heutigen Anschauungen nicht mehr ganz entsprechen; nicht die quaternäre Anordnung der Zellen, sondern die Teilung nach 3 Richtungen des Raumes ist das Charakteristische dieser Gattung. Denn wir haben Arten, welche auf den gewöhnlichen Nährböden durchaus keine Pakete bilden, sondern sich wie Mikrokokken verhalten, während sie in flüssigen Nährböden — oft nur in solchen von ganz bestimmter Zusammensetzung — die typische Sarcinaform zeigen. Es mag Arten geben, die auf keinem Nährboden Pakete bilden, sondern deren Zellen gleich nach der Teilung sich voneinander trennen, die also wahrscheinlich bisher den Mikrokokken zugerechnet werden; sobald sich jedoch bei ihnen zweifellos eine Teilung nach 3 Richtungen des Raumes feststellen läßt, würden sie sicher zur Gattung Sarcina zu zählen sein. Denn die Bildung der Verbände ist thatsächlich ein sehr untergeordnetes, von den äußeren Verhältnissen abhängiges und wandelbares Gattungsmerkmal, es beruht zumeist auf

gewissen Verquellungen und Verschleimungen der Membran, welche nach den verschiedenen Ernährungsbedingungen großen Schwankungen unterworfen sind.

Aus demselben Grunde würden sich auch die Gattungen Ascococcus und Myconostoc nicht halten lassen, ebensowenig die später so viel beschriebene Gattung Leuconostoc; sie alle verdanken ihre Gallertebildung nur besonderen Ernährungsbedingungen, ohne welche sie vom Typus anderer Gattungen nicht so wesentlich abweichen, daß ihre Absonderung notwendig wäre.

Der Theorie nach würde zwischen Bacterium und Bacillus, dessen Zellen zu undeutlich gegliederten Fäden auswachsen, ebenfalls eine scharfe Trennung möglich sein, die auch thatsächlich für die damals bekannten Arten vorhanden war. Mit der wachsenden Zahl der bekannten Arten fanden sich aber auch hier zahlreiche Zwischenformen ein, die ebenso gut zu der einen wie zu der anderen Gattung gestellt werden könnten; auch hier mußte also eine andere Fassung des Artcharakters eintreten.

Die Gattung Leptothrix, die bei Cohn die farblosen Arten enthält, muß, da sie ursprünglich als Gattung der Schizophyceen aufgestellt war und auch blaugrüne Arten umfaßt, bei den Algen verbleiben; die zarten Scheiden der hierher gehörigen Arten wurden früher nicht beobachtet. Ebensowenig scheint dies bei Streptothrix der Fall gewesen zu sein, sonst würde diese Gattung mit Cladothrix verschmolzen worden sein.

Zwischen Vibrio und Spirillum ist nach der Cohn'schen Diagnose kein Unterschied; denn daß die welligen Biegungen in der That nur schwache Spiralen sind, wurde schon von Cohn vermutet. Die Gattung Vibrio hat überhaupt wenig Glück gehabt; fast von jedem Forscher sind ihre Charaktere geändert worden und die Arten, die ihr ursprünglich beigezählt wurden, sind teils zu den Bacillen, teils zu den Spirillen gestellt worden, so daß sie am besten ganz fallen gelassen wird.

Wenn nun hiernach im einzelnen oft wesentliche Aenderungen eintreten müssen, um das Cohn'sche System den heutigen Kenntnissen von den Bakterien anzupassen, so ist doch der Grundzug desselben erhalten geblieben. Die Einteilung nach der Form liegt eben zu nahe und ist zu natürlich, um leicht von einem anderen System verdrängt zu werden.

An die letzterwähnte Arbeit Cohn's schließt sich Robert Koch's berühmte Arbeit über die Aetiologie der Milzbrandkrankheit (38), deren hervorragende Bedeutung allerdings auf ganz anderem als systematischem Gebiete liegt. Hier handelt es sich nur darum, daß eine Bakterienart in ihrer Entwickelungsgeschichte von der Sporenkeimung bis wieder zur Sporenkeimung eingehend und lückenlos verfolgt wurde. Namentlich die Methode der Untersuchung und die Exaktheit der Ausführung ist eine so klassische, daß diese Arbeit auch als ein Vorbild für andere nicht zu unterschätzenden Wert hat. Außerdem treten dabei entwickelungsgeschichtliche Thatsachen ans Licht, die zur Unterscheidung des Milzbrandbacteriums von ähnlichen, insbesondere von Bacillus subtilis, dienen konnten. Ueberhaupt wurde die Artbeschreibung mit dieser Arbeit auf eine Höhe erhoben, wie sie vorher unbekannt war und auch nachher nur selten wieder erreicht worden ist; aber das Beispiel hat wenigstens auf dem ein-

seitigen Wege, den die Bakteriologie in der Folgezeit betrat, günstig gewirkt, und die pathogenen Bakterien sind verhältnismäßig genauer beschrieben worden.

Gegen COHN's Auffassung der Bakterienarten wurden von verschiedenen Seiten Einwände erhoben, die zum Teil wenigstens auf eingehende und sorgfältige Untersuchungen gegründet waren. Aber fast überall tritt uns ein merkwürdiger Mangel an Kritik der Untersuchungsmethoden entgegen. Was von COHN so klar ausgesprochen war, daß sich der Erkennung und sicheren Unterscheidung der Arten am meisten hindernd die Unmöglichkeit, die einzelnen stets untereinander vorkommenden verschiedenen Formen voneinander zu trennen und getrennt weiter zu beobachten, entgegenstellte, wurde einfach ignoriert. Und an diesem Fehler leiden bis zur Gegenwart alle Arbeiten, welche die Inkonstanz der Arten und den extremen Pleomorphismus zu stützen versuchen.

Selbst Gelehrte, welche auf dem Gebiet der angewandten Bakteriologie so eminente Erfolge erzielten, wie LISTER, konnten infolge ihrer zwar sehr eingehenden und umfangreichen, aber an dem erwähnten Fehler leidenden Untersuchungen auch nur zu Resultaten kommen, welche durchaus nicht mit den COHN'schen übereinstimmten. Es war erklärlich, daß sie so hartnäckig an den von ihnen vertretenen Anschauungen festhielten, weil sie die Tragweite der von ihnen gemachten Untersuchungsfehler nicht übersahen.

Der erste, der COHN's Anschauungen von Art und System der Bakterien wissenschaftlich zu widerlegen versuchte, war JOSEPH LISTER (41, 42). Er hat sich von der HALLIER'schen Vorstellung, daß die Bakterien nur besondere Entwickelungsformen der höheren Pilze sind, noch nicht frei gemacht, sondern glaubt, daß sie aus besonders feinen Keimen der Pilzkonidien hervorgehen. Deshalb steht ihm zwar eine Verschiedenheit der Arten, ebenso wie bei den höheren Pilzen, fest, er glaubt dieselbe aber weniger durch morphologische als durch physiologische Merkmale gegeben. Aber auch die physiologischen Merkmale sind unsicher und unbeständig, und so sieht er zunächst keine Möglichkeit, die artlich verschiedenen Organismen in ihrer Bakterienform voneinander sicher unterscheiden zu können. Zu diesen Anschauungen gelangte er auf Grund ausgedehnter und sorgfältiger Untersuchungen, denen aber, wie erwähnt, meist Untersuchungsfehler oder Fehler in der Methode der Untersuchung anhafteten und die deshalb auch zu falschen Resultaten führten. So geht er bei einer seiner Kulturen von einem kleinen Tropfen sauer gewordener Milch aus, in welcher er bei mikroskopischer Untersuchung nur unbewegliche Bakterien fand. Als er nun dieses Tröpfchen in anderen Nährboden übertrug und nach einiger Zeit hiervon verschiedene Arten keimfreier Nährböden impfte, erhielt er fast in jedem anderen Nährboden eine andere Bakterienart. Auf den Gedanken, daß er mit dem Tröpfchen Milch vielleicht zahlreiche Arten in den neuen Nährboden übertragen, von denen jedoch nur eine unter den gegebenen Verhältnissen sich besonders gut entwickelt hatte und bei mikroskopischer Untersuchung aufgefallen war, daß sich die anderen Arten je nach dem ihnen gerade zusagenden Nährboden aber später ebenso gut oder noch energischer entwickeln und die erste Art überwuchern konnten, kommt LISTER gar nicht. Für ihn war im Gegenteil mit dieser Untersuchung der Beweis erbracht, daß sich durch Veränderung der

äußeren Bedingungen aus einer Form alle möglichen morphologisch und selbst physiologisch verschiedene Formen entwickeln können. Es liegt nun auf der Hand, daß LISTER nach den Ergebnissen seiner Untersuchungen zu Anschauungen kommen mußte, die denen COHN's diametral entgegengesetzt waren. Er erklärte deshalb auch COHN's System, da es sich auf die so veränderlichen morphologischen Merkmale stütze, für absolut unzuverlässig. Demgemäß ist ihm auch die Artberechtigung seines Bacterium lactis, dessen verschiedenartige Wandlungen er an dem Milchtropfen verfolgt hatte, sehr zweifelhaft.

Zu ähnlichen Resultaten kommt auch RAY LANKESTER (40). Ebenso wie LISTER nimmt er die Existenz verschiedener Bakterienarten an, glaubt aber nicht, daß die von COHN in erster Linie benutzten morphologischen Merkmale zur Artunterscheidung geeignet seien. Seine Anschauungen gründen sich auf die Beobachtung eigentümlicher, rot gefärbter Organismen, welche sich bei der Fäulnis tierischer Organe entwickelt hatten. Wenngleich er unter diesen Organismen, die er als Bakterien erkennt, zahlreiche morphologisch verschiedene Formen beobachten kann, so findet er doch auch vielfach Zwischenformen, die ihm wahrscheinlich machen, daß es nur verschiedene Formen einer Art seien. Ganz besonders bestärkt ihn in dieser Ansicht der allen Formen zukommende eigentümliche rote Farbstoff, den er Bacteriopurpurin nennt. Er faßt deshalb alle Formen, mögen sie den COHN'schen Gattungen Micrococcus, Bacterium oder Spirillum entsprechen, zu einer einzigen Art, dem Bacterium rubescens, zusammen. Er stellt also das physiologische Merkmal, den Besitz des Bacteriopurpurins, als Artmerkmal auf. Merkwürdig ist auch hier die geringe Kritik, die RAY LANKESTER an seine Auffassung legte; die einfache Möglichkeit, daß der Farbstoff ebenso gut einer ganzen Gruppe von Arten wie einer einzigen zukommen könne, wie das Phycocyan den Cyanophyceen, kommt ihm nicht in den Sinn. Auch gelang es ihm nicht, die Entwickelungsgeschichte einer Form oder auch nur den Uebergang der einen in die andere zu verfolgen; seiner Anschauung über den genetischen Zusammenhang der einzelnen Formen fehlt also jeder Schatten eines Beweises. Daß er aber die Existenz verschiedener Bakterienspecies anerkennt, geht daraus schon hervor, daß er Bact. Termo und Bact. Lineola als selbständige Arten auffaßt, die sich zwar nicht durch morphologische Verschiedenheiten, wohl aber durch die Entwickelung verschiedener Gerüche charakterisieren lassen. Denn RAY LANKESTER zieht in den Entwickelungskreis dieser Arten neben stäbchenförmigen auch kugelige, biskuitförmige und spiralige Formen. Er ist also gewissermaßen der erste, der die später von ZOPF weiter ausgebaute Theorie von der Inkonstanz der Form, aber Verschiedenheit der Arten ausgesprochen hat. Und gerade an die Auffassung RAY LANKESTER's schließt sich ZOPF's System der Spaltpilze am engsten an.

Den ersten Versuch, ein System der Bakterien unter Zugrundelegung eines weitgehenden Pleomorphismus aufzustellen und zu begründen, machte ZOPF (59). In der ersten Auflage noch mehr als in der 1885 erschienenen dritten folgt er vollständig den von BILLROTH, NÄGELI und BUCHNER vertretenen Anschauungen, geht aber nicht so weit wie diese, ein Vorhandensein verschiedener Arten zu bestreiten. Wohl aber sind nach ihm die morphologischen Eigenschaften der einzelnen Arten viel mannigfacher, als dies nach COHN's

Untersuchungen zu erwarten gewesen wäre, und so verwirft er die von COHN zur Bezeichnung der Gattungen aufgestellten Namen. Er nimmt an, daß ein und dieselbe Art in ihren verschiedenen Entwickelungsstadien alle diejenigen Formen durchlaufen könne, die man bisher als Typen verschiedener Gattungen angesehen, obgleich man freilich erst bei einigen Arten diesen Formenreichtum beobachtet hatte. Daneben giebt er die Möglichkeit zu, daß auch relativ einförmige Arten, die vielleicht nur in einer Form auftreten, existieren können.

In der ersten Auflage seiner Spaltpilze ging er so weit, diejenigen Arten, die nur in einer Form bekannt waren, als unvollständig bekannte Spaltpilze abzutrennen, weshalb im eigentlichen System verhältnismäßig wenig Formen übrig bleiben. Obschon er in sehr souveräner Weise dem COHN'schen System nur noch historischen Wert zuspricht und die Lehre vom genetischen Zusammenhang der Spaltpilzformen proklamiert, lehnt er sich doch so eng an das COHN'sche System an, daß man es mit einigen Abweichungen und in anderer Gestaltung sofort wiedererkennt. Sein System ist folgendes:

1) Coccaceen. Sie besitzen nur die Kokken- und die durch Aneinanderreihung von Kokken entstehende Fadenform.
   Genus: Leuconostoc.
2) Bacteriaceen. Sie weisen 4 Entwickelungsformen auf: Kokken, Kurzstäbchen (Bakterien), Langstäbchen (Bacillen) und Fäden (Leptothrixform). Letztere besitzen keinen Gegensatz von Basis und Spitze. Typische Schraubenformen fehlen.
   Genera: Bacterium, Clostridium.
3) Leptotricheen. Sie besitzen Kokken-, Stäbchen-, Fadenformen (welche einen Gegensatz von Basis und Spitze zeigen) und Schraubenformen.
   Genera: Leptothrix, Beggiatoa, Crenothrix, Phragmidiothrix.
4) Cladothricheen. Sie zeigen Kokken-, Stäbchen-, Faden- und Schraubenformen. Die Fadenform ist mit Pseudoverzweigungen versehen.
   Genus: Cladothrix.

So wird auch Sarcina ventriculi, für welche Gattung überhaupt kein Platz im System ist, zu den unvollständig bekannten Spaltpilzen verwiesen.

Weit vollständiger ist sein System in der dritten Auflage. Auch die Familien werden hier anders und ausführlicher charakterisiert, die Genera (z. B. Leuconostoc) anders untergebracht:

1) Coccaceen. Sie besitzen (soweit unsere jetzigen Kenntnisse reichen) nur die Kokken- und die durch Aneinanderreihung von Kokken entstehende (bei manchen Arten nicht bekannte) Fadenform. Sporenbildung bisher nicht nachgewiesen. Teilung nach einer oder mehreren Richtungen des Raumes.
   Genera: Streptococcus, Micrococcus, Merismopedia, Sarcina.
2) Bacteriaceen. Sie besitzen meistens Kokken-, Stäbchen- (gerade oder gekrümmte) und Fadenform (gerade oder schraubige). Erstere können auch fehlen, letztere besitzen keinen Gegensatz von Basis und Spitze. Teilungen (soweit bekannt) stets nur nach einer

Richtung des Raumes. Sporenbildung vorhanden oder fehlend resp. unbekannt.

Genera: Bacterium, Spirillum, Vibrio, Leuconostoc, Bacillus, Clostridium.

3) Leptotricheen. Sie besitzen Kokken-, Stäbchen-, Fadenformen (welche einen Gegensatz von Basis und Spitze zeigen). Letztere gerade oder schraubig. Sporenbildung nicht nachgewiesen.

Genera: Leptothrix, Beggiatoa, Crenothrix, Phragmidiothrix.

4) Cladothricheen. Sie zeigen Kokken-, Stäbchen-, Faden- und Schraubenformen. Die Fadenform ist mit Pseudoverzweigungen versehen. Sporenbildung nicht nachgewiesen.

Genus: Cladothrix.

Zwischen den Familiencharakteren und den Gattungsdiagnosen bestehen aber Widersprüche, die sich nicht heben lassen, ohne die Familiencharaktere völlig zu ändern. So dürfen streng genommen Merismopedia und Sarcina mit Tafel- und Paketbildungen nicht zu den Coccaceen gestellt werden, „die nur die Kokken- und die durch Aneinanderreihung von Kokken entstehende Fadenform" besitzen. Im System wird dann den Coccaceen noch die Gattung Ascococcus zugewiesen. Micrococcus soll sich ebenso wie Streptococcus nur nach einer Richtung des Raumes teilen, aber nach der Teilung zu unregelmäßigen Haufen zusammenlagern. Zur Gattung Micrococcus werden auch noch echte Stäbchenbakterien gestellt. Die 5 Gattungen werden in folgender Weise charakterisiert:

Genus 1. Streptococcus Billroth. Schnurkokken. Teilung nach einer Richtung des Raumes. Kokken zu schnurförmigen Fäden aneinander gereiht, später außer Verband tretend.

Genus 2. Merismopedia. Tafelkokken. Teilungen nach 2 Richtungen des Raumes zur Bildung von Zellflächen in Tafelform führend, deren Glieder später außer Verband treten.

Genus 3. Sarcina. Paketkokken. Teilungen nach 3 Richtungen des Raumes, zur Bildung körperlicher, paketförmiger Kolonien führend, deren Glieder sich später isolieren.

Genus 4. Micrococcus Hallier. Haufenkokken. Teilung nach einer Richtung des Raumes, Kokken nach der Teilung sich trennend, zu unregelmäßigen, oft traubenartigen Haufen sich zusammenlagernd.

Genus 5. Ascococcus Billroth. Schlauchkokken. Wie Micrococcus, aber die Kokkenhaufen mit intensiver Gallertbildung.

Bei den Bacteriaceen steht zunächst die Teilungsweise von Bacterium merismopedioides in Widerspruch mit dem Familiencharakter. Bei Leuconostoc werden die Teilungszustände der Kokkenzelle als Stäbchen gedeutet und infolgedessen seine falsche Stellung unter den Bacteriaceen bewirkt. In die Gattung Spirillum wird auch die so scharf charakterisierte Gattung Spirochaete eingezogen. Die einzelnen Gattungen in seiner Auffassung unterscheiden sich in folgender Weise:

Genus 1. Bacterium. Bildet Kokken und Stäbchen oder auch nur Stäbchen, die zu gewöhnlichen Fäden aneinander gereiht sind. Sporenbildung fehlend oder unbekannt.

Genus 2. Spirillum. Fäden schraubig, nur aus Stäbchen (längeren oder kürzeren) oder aus Stäbchen und Kokken gebildet. Sporenbildung fehlend oder unbekannt.
Genus 3. Vibrio. Fäden schraubig, in den längeren oder kürzeren Gliedern Sporenbildung.
Genus 4. Leuconostoc. Bildet Kokken und Stäbchen. Sporenbildung in Kokken.
Genus 5. Bacillus. Kokken- und Stäbchenformen oder auch nur Stäbchen in gewöhnlichen oder gewundenen Fäden. Sporenbildung vorhanden, in Stäbchen oder in Kokken auftretend.
Genus 6. Clostridium. Wie Bacillus, aber die Sporenbildung in eigentümlich erweiterten Stäbchen auftretend.

Die Gattungen seiner dritten Familie, Leptotricheen, werden in folgender Weise charakterisiert:

Genus 1. Crenothrix. Fäden bescheidet, Zellen ohne Schwefeleinlagerung. Wasserbewohner.
Genus 2. Beggiatoa. Fäden unbescheidet, Zellen mit Schwefelkörnchen. Wasserbewohner.
Genus 3. Phragmidiothrix. Fäden scheidenlos, successive Teilungen sehr weitgehend. Zellen schwefelfrei. Wasserbewohner.
Genus 4. Leptothrix. Fäden bescheidet oder unbescheidet, Teilungen nicht sehr weit gehend. Zellen schwefellos.

Der Fortschritt, welcher sich in diesem System offenbart, ist trotz der irrtümlichen Anschauungen Zopf's von der Vielgestaltigkeit der Arten ein sehr bedeutender. Insbesondere ist sein Werk schon darum von einer außerordentlichen Wichtigkeit geworden, weil er, in einer Zeit, wo die Anschauungen Nägeli's, Billroth's, Buchner's nahe daran waren, alle Bakteriensystematik über den Haufen zu werfen und unberechenbare Verwirrung in die junge Wissenschaft zu tragen, an der Konstanz der Arten festhielt und nur die Konstanz der Formen bestritt. Nach seiner Auffassung giebt es naturhistorische Arten und Gattungen, wie in anderen Pflanzenfamilien, nur sei der Charakter der Gattungen anders zu fassen, als dies bisher geschehen.

Eine Mittelstellung nimmt Winter (57) ein. Während er glaubt, daß viele von den Cohn'schen Arten und auch einige von seinen Gattungen nur Formen, Entwickelungsstadien anderer sind, acceptiert er bei der Einteilung doch das Cohn'sche System, ohne aber die Gattungen zu Familien zu ordnen. Dadurch verliert nun freilich seine Bakteriensystematik an Uebersichtlichkeit und macht den Eindruck, als wenn Winter nur eine gewisse äußere Ordnung aus praktischen Gründen angestrebt hätte, ohne die natürliche Verwandtschaft der Formen zu berücksichtigen. Er giebt deshalb auch nicht einen „Ueberblick über das System", sondern nur einen „Schlüssel der Gattungen":

1) Zellen kugelig oder eiförmig . . . . . 2.
Zellen kürzer oder länger cylindrisch . . . . 5.
Zellen lanzettlich, flach-bandartig, spiralig gewunden . . . . . Spiromonas.
2) Zellen isoliert oder kettenartig verbunden oder zu gestaltlosen Schleimmassen vereinigt . . Micrococcus.

	Zellen in größerer Zahl zu bestimmt umgrenzten Kolonien vereinigt	3.
3)	Kolonien hohl mit einfacher peripherischer Zellschicht	Cohnia.
	Kolonien solid, durchweg von Zellen erfüllt . .	4.
4)	Zellen in geringerer, aber bestimmter Zahl zu regelmäßigen Familien verbunden	Sarcina.
	Zellen in großer und unbestimmter Zahl zu unregelmäßigen Kolonien vereinigt	Ascococcus.
5)	Zellen kurz-cylindrisch, einzeln oder zu zweien oder weniger locker zusammenhängend . .	Bacterium.
	Zellen länger cylindrisch, zu Fäden verbunden	6.
6)	Fäden isoliert oder verfilzt	7.
	Fäden in rundliche Gallertmassen eingeschlossen	Myconostoc.
7)	Fäden unverzweigt	8.
	Fäden mit scheinbarer Astbildung	Cladothrix.
8)	Fäden gerade	9.
	Fäden spiralig gewunden oder gekrümmt . .	11.
9)	Fäden deutlich gegliedert, kürzer	Bacillus.
	Fäden meist undeutlich gegliedert, lang . . .	10.
10)	Fäden sehr dünn	Leptothrix.
	Fäden dicker	Beggiatoa.
11)	Fäden kurz, mit wenigen Windungen, oder einfach gekrümmt, starr	Spirillum.
	Fäden länger, mit zahlreichen Windungen, flexil	Spirochaete.

In der nun folgenden Beschreibung hält er aber durchaus nicht diese Reihenfolge ein, sondern hält sich an die COHN'sche Einteilung in Kugelbakterien etc. Die neue Gattung Cohnia umfaßt die von COHN als Clathrocystis roseo-persicina zusammengezogenen Formen der roten Schwefelbakterien. Streptothrix Foersteri bringt er richtiger unter Cladothrix unter. Als Anhang zu den Schizomyceten bringt er die Gattungen Sphaerotilus und Crenothrix. Man kann hiernach nicht behaupten, daß die Bakteriensystematik durch WINTER's Arbeit gefördert worden wäre, zumal er auch hinsichtlich der Zahl der beschriebenen Arten sehr hinter dem damaligen Stande der Kenntnis von den Bakterien zurückbleibt.

FLÜGGE (16) lehnt sich in seinem bekannten Werke eng an das COHN'sche System an, ohne jedoch streng an eine systematische Behandlung des Stoffes sich zu binden. Die Namen der Gattungen werden von ihm beibehalten, und sein System, speciell für Mediziner zugeschnitten, ist eigentlich so wenig von dem COHN'schen verschieden, daß es nicht besonders angeführt zu werden braucht. Dagegen verdient berücksichtigt zu werden, daß er außerordentlich viele Arten anführt, deren Beschreibung allerdings bei vielen zu kurz und unvollständig ist, um eine Wiedererkennung der Art, die gerade von FLÜGGE beobachtet wurde, zu ermöglichen. Er ist ein Vertreter derjenigen Richtung, welche an der Konstanz der Arten festhält und bei den drei ersten Gruppen, den Kugel-, Stäbchen- und Schraubenbakterien, auch eine Konstanz der Form annimmt. Bei den Fadenbakterien stützt er sich auf die Autorität ZOPF's und teilt ihnen eine Vielgestaltigkeit der Formen zu. Innerhalb der einzelnen Gattungen läßt er physiologische Unterschiede zur Unterscheidung zweier Arten

gelten, hebt aber ausdrücklich hervor, daß solche, physiologisch verschiedene Formen nicht notwendig auch naturhistorischen Arten entsprechen müßten.

Das wesentlichste Verdienst FLÜGGE's, ganz abgesehen von der hygienischen Bedeutung des Werkes, liegt unstreitig darin, daß er das angesammelte Material, welches in Zeitschriften und einzelnen Abhandlungen zerstreut war, einmal ordnet und zusammenstellt; wenn auch dabei die nicht pathogenen Arten oft etwas zu kurz kommen, so sind sie doch wenigstens in einer Vollständigkeit erwähnt, die bisher in keinem anderen Bakterienwerke erreicht war.

Im gleichen Jahre erschien ein gattungsreiches System der Bakterien von SCHRÖTER (51), welches in mancher Beziehung einen Fortschritt darstellt, aber in anderer Hinsicht längst Getrenntes und als verschieden Erkanntes zusammenwirft. Er teilt die Bakterien in 3 Ordnungen, die wieder in Familien und Gattungen zerfallen:

I. Ordnung: **Coccobacteria.** Zellen in allen Entwickelungsständen kugelig oder kugelig-elliptisch immer unbewegt. Sporen, wenn vorhanden, durch Umbildung einer ganzen Zelle entstanden . . .	Coccacei.
* Zellen oder Kolonien frei oder in Schleim eingebettet, ohne bestimmte Gallerthüllen.	
** Zellen einzeln oder unregelmäßig zusammengehäuft.	
** Zellen kettenförmig verbunden	Micrococcus.
** Zellen flächenhaft verbunden	Streptococcus.
*** Zellen in regelmäßigen Tafeln verbunden	Lampropedia.
*** Zellen zu Hohlkugeln verbunden . . .	Lamprocystis.
* Die einzelne Zelle oder Zellkolonie von einer bestimmten festen Gallerthülle (Cyste) umgeben.	
** Zellen einzeln oder unregelmäßig gehäuft.	
*** Jede einzelne Zelle oder wenigzellige Zellfamilie in eine einfache Schleimcyste gehüllt	Hyalococcus.
*** Zellen oder wenigzellige Zellfamilien in mehrschichtige Schleimcysten eingehüllt	Leucocystis.
*** Zellfamilien aus sehr zahlreichen Zellen zusammengesetzt, in eine feste Gallerthülle eingeschlossen	Ascococcus.
** Zellfamilien regelmäßig gestaltet.	
*** Zellfamilien paket- oder kistenförmig, jede einzelne Zelle mit Schleimkapsel .	Sarcina.
*** Zellfamilien kettenförmig, jede Familie in eine Schleimkapsel eingeschlossen, Sporen kugelig, den Zellketten eingeschaltet . .	Leuconostoc.
II. Ordnung: **Eubacteria.** Zellen kürzer oder länger stäbchenförmig	Bacteriacei.
* Zellen oder Zellfamilien ohne bestimmte Schleimkapseln.	
** Zellen gerade oder nur leicht gekrümmt, nicht spiralig gewunden.	
*** Zellen sehr klein, elliptisch, bewegt oder unbewegt. Sporenbildung unbekannt . .	Bacterium.

*** Zellen cylindrisch, bewegt oder unbewegt.
† Zellen verhältnismäßig sehr breit, Inhalt rot, mit Schwefelkörnchen . . . . . Chromatium.
† Zellen im vegetativen Zustande schmal stäbchenförmig. Sporenbildung endogen.
†† Sporenbildende Zellen, cylindrisch, stäbchenförmig . . . . . Bacillus.
†† Sporenbildende Zellen spindel- oder keulenförmig aufgetrieben . . . . Clostridium.
** Zellen und Zellreihen schraubenförmig gedreht, meist lebhaft drehend bewegt.
*** Schrauben starr (nicht biegsam), Sporenbildung endogen . . . . . Spirillum.
*** Schrauben biegsam.
† Zellen nur in Form längerer biegsamer Schraubenfäden bekannt . . . . . Spirochaete.
† Zellen im größten Teil der Vegetationszeit nur mit kurzer ($^1/_2$) Windung, später in längere Schrauben auswachsend. Sporen kugelig, in der Kontinuität des Fadens (Arthrosporen) . . . . . Microspira.
* Zellen in bestimmte Gallertcysten eingeschlossen.
** Zellen gewunden, in geringer Zahl in eine durchsichtige Gallerthülle eingeschlossen . . Myconostoc.
** Zellen stäbchenförmig, in großer Zahl in eine dicke, zuletzt gebräunte häutige Kapsel einschlossen . . . . . Cystobacter.

III. Ordnung: **Desmobacteria.** Lange Fäden bildend, die meist von einer bestimmten Scheide eingeschlossen sind.
* Fäden unverzweigt . . . . . Leptothrichacei.
** Fäden immer unbewegt.
*** Fäden mit sehr dünnen Scheiden. Vermehrung durch Zerfallen in Glieder . . Leptothrix.
*** Fäden mit dicken Scheiden. Vermehrung durch Sporenbildung und Austreten einzelner Glieder . . . . . Crenothrix.
** Fäden bewegt . . . . . Beggiatoa.
* Fäden verzweigt . . . . . Cladothrichacei.
** Fäden an den Enden nicht keulig verdickt.
*** Fäden frei . . . . . Cladothrix.
*** Fäden durch Schleimhüllen in verästelte Bündel vereinigt . . . . . Sphaerotilus.
** Fäden an den Enden keulig angeschwollen Actinomyces.

Das SCHRÖTER'sche System faßt in eigentümlicher Weise ganz verschiedene Richtungen in der Systematik zusammen; er verwendet bereits die besonders von DE BARY hervorgehobene Unterscheidung von arthro- und endosporen Bakterien, schließt sich hinsichtlich der Abgrenzung der Gattungen an das COHN'sche System an und gruppiert diese wieder fast in der gleichen Weise wie ZOPF. Aber auch sein System ist schließlich nichts wesentlich anderes als das COHN'sche, wenn es auch mancherlei Abweichungen, nicht immer Verbesserungen,

aufweist. Denn daß er die Schraubenbakterien zwischen die Stäbchenbakterien bringt, ist doch kaum als ein Fortschritt zu bezeichnen. Wenn man bei Organismen, die sich durch den Mangel von uns bemerkbaren morphologischen Verschiedenheiten auszeichnen, so glücklich gewesen ist, solche Merkmale zu entdecken, die geeignet sind, gewisse Gattungen zu einer Gruppe zu vereinigen, so darf man dies auch nicht einfach ignorieren. Seine neuen Gattungen sind auch nicht besonders sicher begründet; einige wenigstens, die nur auf die besondere Form und Bedeutung der Schleimhülle gegründet sind, darf man getrost einziehen, seit man weiß, daß diese Schleimhülle oder Kapsel nicht einmal ein sicheres Artmerkmal ist, sondern bei den meisten kapselbildenden Arten von äußeren Verhältnissen in ihrer Bildung beeinflußt wird. Ebenso ist eine Grenze zwischen Micrococcus und Bacterium nicht zu ziehen, und es ist dem subjektiven Ermessen eines jeden Forschers überlassen, diese Grenze dahin zu verlegen, wo das „rundlich-elliptisch" aufhört und das „elliptisch" anfängt, vorausgesetzt, daß keine Beweglichkeit die Zugehörigkeit zu Bacterium außer Frage stellt. Der Gattung Microspira wird unrichtigerweise Flexilität zugesprochen, also eine durch aktive Biegungen und Streckungen des Körpers herbeigeführte Bewegung, wie sie bei Spirochaete vorkommt. Das ist aber insofern falsch, als eine solche Flexilität, wo sie bei längeren Schraubenfäden vorkommt, nicht aktiv ist, sondern passiv aus der ungleichen Bewegung der einzelnen Komponenten der Schraube resultiert. Denn die langen Schraubenfäden von Microspira Comma bestehen nicht wie bei Spirochaeta plicatilis aus einer Zelle, sondern aus zahlreichen, zu einem schraubigen Faden verbundenen Zellen; sie sind außerdem meist unbeweglich; wo noch Bewegung vorkommt, sind es gewöhnlich nur die Enden, oder sogar nur das eine Ende, welches aktiv beweglich ist. Der übrige, oft sehr lange Teil der Schraube ist unbeweglich, träge und setzt der von dem Ende ausgehenden Bewegung einen passiven Widerstand entgegen, wodurch Biegungen und Streckungen entstehen, die scheinbar durch Flexilität bedingt werden.

Noch gattungsreicher, aber wie das SCHRÖTER'sche aus ganz verschiedenen Prinzipien zusammengesetzt, ist das System von DE TONI und TREVISAN (54):

A. Trichogynae. Adsunt tres status evolutionis, h. e. filamenta (individua), baculi, cocci. — Filamenta (status primarius, initialis seu archetypus) tum vaginata, tum evaginata, ut plurimum basi ab apice superiori distincta praedita, affixa vel e puncto centrali radiantia, rarius utrinque apicibus conformibus libera. Baculi et cocci in filamentis inclusi.

I. Sporae (arthrosporae) in specialibus filamentorum partibus (pseudosporangiis) obvenientes (Crenothriceae).

Crenothrix. Filamenta vaginata simplicia.

II. Sporae (arthrosporae) in filamentis normalibus obvenientes.

a) Filamenta pseudoramosa (Cladothriceae).

* Filamenta vaginata.

Sphaerotilus. Filamenta a basi ad apicem subaequilata. Arthrosporae numerosissime articulorum divisione in tres divisiones ortae.

Cladothrix. Filamenta a basi ad apicem magis magisque incrassata. Arthrosporae binae in singulis microbaculis ortae.

** Filamenta evaginata.
Nocardia. Arthrosporae transformatione cocci singuli ortae.

b) Filamenta simplicia (Kurthieae).
Detoniella. Arthrosporae 4—5 in singulis articulis baculiformis obvenientes.
Arthrosporae transformatione cocci singuli ortae.
Rasmussenia. Filamenta basi subiculo zoogloeico affixa.
Kurthia. Filamenta utrinque conformia, libera.

III. Sporae nullae aut saltem hucusque nunquam detectae.
Filamenta simplicia (Leptothrichieae).
a) Filamenta vaginata basi ab apice superiori distincta inaequilata affixa.
Leptothrichia. Multiplicatio baculogonidiis.
b) Filamenta evaginata, ubique aequilata, baculogonidia nulla.
Phragmidiothrix. Filamenta affixa. Multiplicatio cellularum divisione in duas directiones (septis transversis et longitudinalibus).
Beggiatoa. Filamenta libera, utrinque apicibus conformia. Multiplicatio cellularum in unam directionem (septis transversis).

B. Baculogenae. Adsunt tres status evolutionis, h. e. baculi (individua), filamenta, cocci. — Baculi (status primarius, initialis seu archetypus) filamenta et coccos gignentes; filamenta (status secundarius transitorius) nunquam vaginata, nec basi distincta praedita, non affixa nec e puncto centrali radiantia, e prolongatione indefinita singuli baculi v. e. plurimorum baculorum conjunctione (ob divisionem imperfectam) efformati.

I. Baculi et cocci nudi, i. e. tegumentis specialibus nunquam involuti (Bacilleae).
1) Endosporae.
a) Baculorum divisio semper in unam eandemque directionem longitudinalem repetita (Pasteurieae).
Pasteuria. Baculi inaequipolares. Sporae.
b) Baculorum divisio semper in unam eandemque directionem transversalem repetita.
† Baculi in coenobium reticulatum connexi (Thiodictyeae).
Thiodictyon. Baculi aequipolares.
†† Baculi in coenobium reticulatum non connexi.
§ Baculi recti vel incurvi, nunquam spiraliter torti (Eubacilleae).
* Sporae microsomae, i. e. diametrum nunquam majorem diametri transversi normalis baculorum (in quibus obveniunt) praebentes.
α) Sporae in baculis normalibus immutatis obvenientes.
1) Baculorum plasma uniformiter diffusum.
Mantegazzea. Baculi fusiformes.
Bacillus. Baculi cylindrici vel cylindracei.
2) Baculorum plasma polari diblasticum.
Pasteurella.
β) Sporae in baculis specialibus intumescentibus, ellipsoideo-fusiformibus obvenientes.
Clostridium. Plasma uniformiter diffusum.

** Sporae macrosomae, i. e. semper diametro transverso normali baculorum (in quibus obveniunt) latiores.
Cornilia. Sporae in baculorum normalium immutatorum parte media intumescente obvenientes.
Vibrio. Sporae in baculorum specialium claviformium apice intumescente obvenientes.
§§ Baculi spiraliter torti (Spirilleae).
Spirillum. Baculi cylindrici. Sporae microsomae.
Spiromonas. Baculi compressi. Sporae ignotae.
2) Arthrosporae.
Pacinia. Baculi cylindrici, recti vel curvi; filamenta ut plurimum undulato-flexuosa vel irregulariter pseudospiralia.
Bacterium. Baculis ellipsoideis, recti. Filamenta nunquam pseudospiralia.
II. Baculi et cocci tegumentis specialibus membranaceo-gelatinosis (capsulis) involuti (Klebsielleae).
a) Baculi recti vel curvi, nunquam spiraliter torti (Euklebsielleae).
† Capsulae repetite ramosae.
Winogradskya.
†† Capsulae simplicis, nunquam ramosae.
Klebsiella. Baculorum plasma uniformiter diffusum.
Dicoccia. Baculorum plasma polari diblasticum.
b) Baculi spiraliter torti (Myconostoceae).
Myconostoc.
Appendix: Cystobacter. Genus nobis non satis notum. Si vere distinctum, Winogradskyae, ut videtur, propinquam.
C. Coccogenae. Status unicus evolutionis coccos sistens.
I. Ascococceae. Cocci in familias tegumentis vesicaeformibus gelatinosis (cystidibus) obductas consociati.
A. Cocci in muco matricali segregati.
† Cocci cystidibus specialibus destituti, in familias cystidibus universalibus obductas cumulati (Eu-Ascococceae).
§ Cocci numerosissimi in familias maximas consociati.
* Cystides homogeneae non lamellosae.
Lamprocystis. Familiae initio intus solidae, de in cavae aetate provecta irregulariter clathratae. Coccorum divisio initio in tres, dein in duas directiones.
Ascococcus. Familiae omni aetate intus solidae, Coccorum divisio in unam directionem.
** Cystides lamellosae.
Bollingera. Familiae omni aetate intus solidae. Coccorum divisio in tres directiones.
§§ Cocci parce numerosi, in familias parvulas consociati.
* Cystides plurilamellosae.
Leucocystis. Coccorum divisio in tres directiones.
** Cystides homogeneae non lamellosae.
Cenomesia. Cystides ampliusculae, crassiusculae. Cocci ad peripheriam cumulati, in familias demum intus medio inanes. Coccorum divisio initio in omnes directiones, denique in duas directiones.
Thiothece. Cystides amplissimae, crassissimae, persistentes. Cocci sparsi, remoti. Coccorum divisio in unam directionem.

Thiocystis. Cystides amplae, subdilabentes. Cocci in familias parvas solidas conglomerati. Coccorum divisio in tres directiones.

†† Cocci cystidibus specialibus obducti. Cystides universales nullae (Gaffkyeae).

Chlamydatomus. Cystidae crassiusculae, persistentes numerosae in acervos conglobatos, intus solidos dense aggregatae.

Gaffkya. Cystides tenuiculae, demum dilabentes, solitariae, nunquam in acervos consociatae.

B. Cocci in muco matricali in series filamentosas plasmicas laxe conjuncti. Cystides universales tenuissimae, cito dilabentes. Cystides speciales nullae (Amoebobacteriae).

Amoebobacter. Coccorum divisio in unam directionem.

II. Sarcineae. Cocci in familias pluristratas vel unistratas, muco matricali plus minus conspicuo involutas consociati. Cystides nullae. Endosporae microsomae, in coccis obvenientes.

A. Cocci in muco matricali firmo cartilagines arcte cumulati.

Thiopolycoccus. Cocci in familias irregulares cumuliformes solidas sine ordine densissime consociati. Coccorum divisio in unam directionem.

Sarcina. Cocci octoni in familias regulares cubicas solidas arcte consociati. Coccorum divisio in tres directiones.

B. Cocci in muco matricali complanato laxe aggregati.

Lampropedia. Cocci quaterni in familiolas regulares unistratas, muco firmo tabellaeformiter complanato ambitu parallelogrammico, obvolutas, laxe consociati. Coccorum divisio in duas directiones.

Thiocapsa. Cocci pauci in familiolas irregulares, muco firmo membranulaeformiter complanato, ambitu amorpho, obvolutas, sine ordine laxissime consociati. Coccorum divisio in tres directiones.

Pediococcus. Cocci quaterni in exiguas familias regulares unistrati, muco amorpho tenuissimo vix conspicuo cito dilabente, obvolutas, laxe consociati. Coccorum divisio in duas directiones.

III. Streptococcaceae. Cocci in filamenta moniliformiter concatenati. Arthrosporae microsomae in filamentis vel in eorum apicibus obvenientes.

A. Filamenta capsulis membranaceo-gelatinosis obducta.

Leuconostoc. Capsulae amplae, crassissimae lamellosae.

Schuetzia. Capsulae arctae, tenues, non lamellosae.

B. Filamenta vaginis cylindricis obducta.

Perroncitoa. Vaginae membranaceo-gelatinosae.

C. Filamenta nuda (nec capsulis nec vaginis obducta).

Babesia. Filamenta pseudodichotoma. Arthrosporae ad apicem filamentorum obvenientes.

Streptococcus. Filamenta simplicia. Arthrosporae in filamentis huc illuc sparsae.

IV. Micrococceae. Cocci nec cystidibus, nec capsulis, nec vaginis obducti, nec in filamenta moniliformiter concatenati, endosporae microsomae in coccis obvenientes.

Neisseria. Cocci binati.

Staphylococcus. Cocci in turmis botryoideis consociati.
Micrococcus. Cocci solitarii aut in zoogloeas amorphas inordinate consociati.

Jeder, der sich nur einigermaßen mit morphologischen und entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen beschäftigt hat, wird sofort den Eindruck gewinnen, daß dieses System gewissermaßen am „grünen Tisch" gemacht worden ist. Es ist im wesentlichen der bei den Cyanophyceen herrschenden Systematik nachgebildet und leidet vor allen Dingen an dem sehr großen Uebelstande, daß Merkmale von außerordentlicher Unbeständigkeit als Gattungscharaktere verwendet werden. Auch über die Regeln der botanischen Nomenklatur setzen sich die Verfasser hinweg, was zwar bei den Bakterien aus Zweckmäßigkeitsgründen mitunter wünschenswert erscheint, aber wo es, wie bei Nocardia, überflüssig ist, unterbleiben sollte. Eine unhaltbare Gattung ist Kurthia. Kurthia Zopfii = Bacterium Zopfii KURTH, kann doch unmöglich von den Stäbchenbakterien getrennt werden.

Gegenüber den bisher beschriebenen Versuchen, zunächst wesentlich nur morphologische Eigenschaften zur Aufstellung eines Systems zu verwenden, wurden von VAN TIEGHEM, DE BARY und HUEPPE in erster Linie die Merkmale der Fruktifikation zur Einteilung benutzt und damit ein neues Prinzip in die Bakteriensystematik hineingetragen.

Schon vorher hatte PRAZMOWSKI (50) auf Grund der Sporenbildung von der Gattung Bacillus die Gattung Clostridium, deren ursprünglich cylindrische Stäbchen bei der Sporenbildung Spindelform annahmen, abgetrennt und damit den ersten Schritt dazu gethan, die Erscheinungen der Fruktifikation systematisch zu verwerten. Auch COHN hatte bereits, wie schon erwähnt, die Vermutung ausgesprochen, daß alle zur Gattung Bacillus gehörigen Arten Sporen bilden, ohne jedoch diese Eigenschaft durchaus als Gattungscharakter aufzustellen.

VAN TIEGHEM (53) hob zunächst die Unterschiede in der Bildung von Dauerzuständen bei Bakterien und Spaltalgen klar hervor: bei den ersteren wurden dieselben als Endosporen im Innern der Zellen gebildet, bei den letzteren wandelten sich dagegen die ganzen Zellen unter Annahme einer anderen Form in Dauerzellen, „Cysten" um. Er bringt deshalb auch in der ersten Auflage seines „Traité de Botanique" (52) Beggiatoa zu den Spaltalgen, auch Leuconostoc, für den er früher Endosporenbildung angenommen hatte. Dagegen stellt er Crenothrix und Cladothrix, weil die Bildung der Gonidien innerhalb der Scheide vor sich geht, zu den Bakterien. In der zweiten Auflage zieht er dagegen auch Leuconostoc und Beggiatoa wieder zu den Bakterien, obgleich er die frühere Einteilung beibehält. Er geht aber hier ohne ein Wort der Erwähnung über diese Schwierigkeit hinweg.

Viel weiter geht DE BARY (2). Obgleich er sich eng an das COHN'sche System anlehnt, bringt er doch die Bakterien in 2 große Abteilungen, in endospore und arthrospore Arten. Zu den ersteren rechnet er die endosporen Formen von Bacillus, die teils als Clostridium, Bacteridium, Vibrio u. s. w. beschrieben sind, und Spirillum amyliferum VAN TIEGHEM. Zu den arthrosporen Formen werden Leuconostoc, Arthrobacterium (Zopfii KURTH), Crenothrix, Cladothrix, Beggiatoa gestellt. Als einfachste Beispiele von arthrosporen Arten sieht DE BARY die Mikrokokken an, bei denen „ein Unterschied

zwischen specifisch reproduktiven Sporen und vegetativen Zellen nicht vorhanden ist" (3). Allerdings hält auch DE BARY diese Einteilung durchaus nicht für eine definitive, sondern nur durch den derzeitigen Stand des Wissens geforderte, und er fügt hinzu: „Die Kenntnisse sind derzeit noch so unfertig, daß man einerseits die Auffindung endogener Sporenbildung bei Formen, an denen sie noch unbekannt ist, selbst, wie ich zur Beseitigung von Mißverständnissen hinzufügen will, bei den einfachsten Mikrokokken, für möglich halten oder erwarten, andererseits nicht wissen kann, ob nicht mit der Zeit Thatsachen sich herausstellen werden, durch welche jene scharfe Abgrenzung hinfällig wird."

In diese Zeit fielen die Beobachtungen verschiedener Forscher, daß Stäbchen in Kokken, wie ZOPF sich ausdrückt, zerfallen können; von ZOPF wurde dieser Vorgang bei den Fadenbakterien Cladothrix, Crenothrix, Beggiatoa (60, 61), von GIARD bei Crenothrix (17), von KURTH bei Bacterium Zopfii ermittelt. Aber während von ZOPF und anderen dieser Vorgang einfach so gedeutet wurde, als ob diese kugelförmigen Gebilde eben nur das wären, was man früher als eigene Gattung Micrococcus aufgefaßt hatte, kommt KURTH (39) schon zu der Wahrnehmung, daß diesen kugelförmigen Zellen eine höhere Resistenz zukomme als den Stäbchen, und daß sie in physiologischem Sinne nicht bloß als vegetative Zellen, sondern als eine Art von ruhenden aufzufassen seien, die entstünden, wenn sich die Lebensverhältnisse in ungünstiger Weise ändern, und die dazu bestimmt seien, diese ungünstigen Verhältnisse zu überdauern.

Ganz entschieden gegen die Auffassung ZOPF's von der Mikrokokkennatur der kugeligen Zellen bei den Fadenbakterien äußert sich HUEPPE (32), der dieselben als „gonidienartige Bildungen", als Sporen betrachtet. Auch GIARD (17) hatte sie nur als Microgonidien angesehen.

Während also ein Teil der Bakteriologen geneigt war, die kugeligen oder doch von dem gewöhnlichen Aussehen vegetativer Zellen abweichenden Körper der oben genannten Gattungen nur als Stufen in der Reihenfolge der vegetativen Entwickelung anzusehen, hielt ein anderer Teil sie für physiologisch den Endosporen ähnliche Bildungen, für eine Art Dauerzellen, Sporen. Die von DE BARY eingeführte Bezeichnung Arthrosporen wurde bald allgemein angewendet, aber auch bald mit recht verschiedener Bedeutung. Am weitesten wurde der Begriff der Arthrospore von DE BARY selbst gefaßt: „In dem Species-Entwickelungsgang dieser Gruppe können sich einzelne Glieder einfach aus den Verbänden lostrennen und unter geeigneten Bedingungen die Initialen neuer Verbände werden, haben daher auf den Namen Sporen Anspruch. Im übrigen findet zwischen ihnen und den vegetativen Gliedern ein allgemein charakteristischer Unterschied nicht statt" (2, p. 506). Ueber die Unhaltbarkeit einer solchen Auffassung der Sporennatur und über die Widersprüche, die sich als Konsequenzen ergeben, ist in einem späteren Kapitel noch eine Erörterung notwendig.

Viel enger faßte HUEPPE den Begriff der Arthrospore (29, p. 129): „Ich acceptiere im folgenden die Bezeichnung Arthrosporen von DE BARY, einmal weil sie kurz und gut einen Gegensatz gegen die endogenen Sporen ausdrückt, dann weil die als Dauerform ermittelten, nicht endogenen Sporen sich wirklich wie Einzelzellen oder Glieder

eines Verbandes darstellen. Aber ich mache auf Grund der bisherigen Beobachtungen die Einschränkung, daß die Arthrosporen wahrscheinlich nicht in jeder beliebigen Form der Einzelzellen, sondern wohl immer in Kokkenform auftreten." Er rechnet, wie DE BARY, alle Bakterien, bei denen eine bestimmte Dauerform noch nicht nachgewiesen ist, aus praktischen Gründen zu den arthrosporen Bakterien. Zu der Ansicht, daß die Arthrosporen nur in Form von Kugeln auftreten, kommt er durch die Thatsache, daß alle bis dahin als arthrospore mit Sicherheit ermittelten Bildungen diese Gestalt zeigten, so bei den Leptothricheen und Cladothricheen, bei Bacterium Zopfii, bei einigen von ihm selbst beobachteten Schraubenbakterien, bei Leuconostoc, sowie nach den Angaben von FINKLER und PRIOR, die allerdings noch der Bestätigung bedürfen, bei deren Kommabakterien.

Mit dieser Definition der Arthrosporen, die sich auf eine bestimmte morphologische Eigenschaft stützt, ließ sich weit eher ein wirklicher Gegensatz gegen die endosporen Bakterien ausdrücken, als bei der weiten Fassung dieses Begriffes durch DE BARY. HUEPPE hatte hierdurch jedenfalls erst eine berechtigte Basis für ein in endospore und arthrospore Arten gegliedertes System der Bakterien gewonnen. Auch HUEPPE lehnt sich bei der weiteren Einteilung an das COHN'sche System an, gebraucht aber merkwürdigerweise die Familiennamen als Gattungsnamen. Sein System erhält zunächst durch die geringen Kenntnisse, die man damals über die Sporenbildung der einzelnen Arten hatte, einen sehr provisorischen Charakter, und die Stellung mehrerer Gattungen ist deshalb eine sehr unsichere.

A. Bakterien mit Bildung endogener Sporen.

I. Gattung: Coccaceen?
- Untergattung 1: Streptococcus?
- „ 2: Leuconostoc?

II. Gattung: Bacteriaceen.
- Untergattung 1: Bacillus.
- „ 2: Clostridium.

III. Gattung: Spirobacteriaceen.
- Untergattung 1: Vibrio.
- „ 2: Spirillum.

B. Bakterien mit Bildung von Arthrosporen inkl. der Bakterien, deren Fruktifikation unbekannt ist.

I. Gattung: Arthro-Coccaceen.
- Untergattung 1: Arthro-Streptococcus.
- „ 2: Leuconostoc.
- „ 3: Merista.
- „ 4: Sarcina.
- „ 5: Micrococcus.
- „ 6: Ascococcus.

II. Gattung: Arthrobacteriaceen.
- Untergattung 1: Arthrobacterium.
- „ 2: Spirulina.

III. Gattung: Arthro-Spirobacteriaceen.
- Untergattung: Spirochaete.

IV. Gattung: Leptothricheen.
- 1. Untergattung: Leptothrix.

2. Untergattung: Crenothrix.
3. „ Beggiatoa.
4. „ Phragmidiothrix.

V. Gattung: Cladothricheen.
Gattung: Cladothrix.

In der fünften Auflage seiner Methoden (30) giebt HUEPPE folgendes System an:

I. Coccaceen bilden im vegetativen Stadium Kokkenformen.
1. Gattung: Micrococcus, charakterisiert durch unregelmäßige Anordnung der Zellen und Zellverbände.
2. Gattung: Sarcina bildet warenballenähnliche Pakete oder Zellen.
3. Gattung: Streptococcus bildet Ketten in Kokkenform.

II. Bacteriaceen bilden im vegetativen Stadium Stäbchenformen, welche auf bestimmten Medien Stäbchen oder Ketten bilden.
1. Gattung: Bacterium hat Arthrosporen oder bildet doch keine Endosporen.
2. Gattung: Bacillus bildet Endosporen.

III. Spirobacteriaceen bilden im vegetativen Stadium kürzere Schraubenstäbchen (Kommaformen, S-Formen), welche auch in längere Schraubenfäden auswachsen.
1. Gattung: Spirochaeta mit Arthrosporen, resp. ohne Endosporen.
2. Gattung: Spirillum mit Endosporen.

IV. Leptothricheen bilden im vegetativen Stadium Stäbchen, welche meist längere Fäden bilden.
1. Gattung: Leptothrix unterscheidet sich von den Arthrosporen-Bakterien dadurch, daß die Fäden einen Gegensatz von Basis und Spitze zeigen.
2. Gattung: Beggiatoa; die Fäden ohne Scheide; die Zellen enthalten Schwefelkörner.
3. Gattung: Phragmidiothrix; die Fäden sind in niedrige Cylinderscheiben gegliedert, welche in Halbscheiben, Quadranten und schließlich in Kugeln zerfallen.
4. Gattung: Crenothrix; die Fäden zeigen Scheidenbildung.

V. Cladothricheen; die vegetativen Zellen gehören den Stäbchenformen an; die Stäbchen bilden Scheiden und zeigen Verzweigung. Gattung Cladothrix.

Gleichsam als ein zweites System, als ein „zur weiteren Bestimmung der Gattungen dienender Schlüssel" folgt nun ziemlich unvermittelt eine Uebersicht, in welcher eine Anzahl in das vorige System nicht aufgenommener Gattungen vorkommt.

Kokkenform d. vegetativen Stadien:

- Die Einzelzellen zu Ketten angeordnet
  - Zoogloea mäßig
    - mit Endosporen . Endo-Streptococcus
    - ohne Endosporen Arthro-Streptococcus
  - Zoogloea sehr stark . . . . Leuconostoc
- zu 4 angeordnet, daneben kleine Ketten
  - ohne Endosporen
  - nur Arthrosporen
  - . . Merista
- zu 4 angeordnet keine Ketten zu 8 angeordnet
  - mit Endosporen
  - auch ohne Endosporen
  - . . . . . Sarcina
- unregelmäßige Haufen
  - ganz unbestimmte Gruppierung . Micrococcus
  - in Traubenform . . . . . Staphylococcus
  - Zoogloea kugelig gegliedert . . Ascococcus

Stäbchenformen der vegetativen Stadien.	als Verbände der Einzelzellen kleinere oder längere Ketten resp. Fäden ohne Gegensatz von Basis und Spitze; Einzelzellen und Fäden flexil oder starr	Fäden gerade oder wellig, ohne Endosporen resp. mit Arthrosporen		Bacterium
		Fäden gerade, wellig oder schraubig keine Endosporen, resp. mit Arthrosporen		Spirulina (Proteus)
		Fäden gerade oder wellig mit Endosporen	ohne Veränderung der geraden Stäbchen bei der Sporenbildung	Bacillus
			Spindelstäbchen oder Veränderung der geraden Stäbchen bei der Sporenbildung	Clostridium
	keine Fäden, Spindelstäbchen mit Längsteilung, Endosporen			Pasteuria
	Fäden mit Gegensatz von Basis und Spitze	Fäden ohne Scheide	ohne Einlagerung v. Schwefelkörnern	Leptothrix
			mit Einlagerung von Schwefelkörnern	Beggiatoa
		Fäden mit Scheide	unverzweigt	Crenothrix
			verzweigt	Cladothrix
Schraubenform der vegetativen Stadien.	als Verbände der Einzelzellen schraubige Fäden; Zellen und Fäden flexil oder starr	ohne Endosporen resp. mit Arthrosporen		Spirochaete
		mit Endosporen	ohne Aenderung der Zellform bei der Sporenbildung	Spirillum
			mit Aenderung der Zellform bei der Sporenbildung	Vibrio.

Auch in seiner neuesten Arbeit behält HUEPPE (30) das oben angegebene System mit geringfügigen Abweichungen bei, und es ist nicht zu verkennen, daß jede Einteilung, welche die Fruktifikation in erster Linie berücksichtigt, sobald sie nur auf Thatsachen beruht, allen anderen vorzuziehen wäre. Aber eben einer der Hauptpunkte, auf welchen diese Einteilung beruht, die Arthrosporen, ist doch von mindestens sehr zweifelhafter Beschaffenheit. Was man als Arthrosporen bezeichnet, ist doch ein großes Mixtum compositum und enthält ganz heterogene Elemente, die unmöglich den Endosporen als besondere Sporenform gegenübergestellt werden können. Diese Erkenntnis hat sich wohl auch in weiteren Kreisen Bahn gebrochen, so daß gegenwärtig sehr viele Bakteriologen die Arthrosporen entweder überhaupt nicht mehr als besondere Dauerform gelten lassen oder ihnen doch für die Systematik keinen Wert mehr beilegen.

Daß aber das alte von COHN aufgestellte System nicht mehr ausreichte, um die zahllosen verschiedenen Bakterienarten, die im Laufe der letzten Jahre beschrieben worden waren, in übersichtlicher und gleichzeitig natürlicher Weise zu ordnen, stellte sich mit jedem Tage deutlicher heraus. Und da man vor allen Dingen eine den praktischen Bedürfnissen genügende Ordnung in das Chaos der Formen

und Arten bringen wollte, so kümmerte man sich vielfach überhaupt nicht um eine irgendwie wissenschaftliche Anordnung, sondern ging von gewissen physiologischen Eigenschaften aus. Die Folge davon war, daß aus diesen Versuchen einfache Bestimmungstabellen resultierten, die auf den Wert einer systematischen Gruppierung weder Anspruch machen konnten noch wollten.

Das bekannteste Werk dieser Richtung ist wohl EISENBERG's (14) Bakteriologische Diagnostik, welches vor allen anderen ähnlichen den wesentlichen Vorzug besitzt, die Beschreibung einer verhältnismäßig sehr großen Anzahl von Arten zu bringen, wenn es auch durchaus nicht als vollständig zu bezeichnen ist. Es ist aber gegenwärtig überhaupt ein Ding der Unmöglichkeit, eine auch nur annähernde Vollständigkeit der Arten zu erreichen, denn es giebt so zahlreiche Arten, die unter Ziffern oder Buchstaben aufgeführt werden und so unvollständig beschrieben sind, daß man 10 oder 20 gut beschriebene Arten darunter verstehen kann, ohne daß die Art, die der Autor vor sich hatte, vielleicht unter diesen zu sein braucht. Solche Arten in eine Systematik aufzunehmen ist natürlich unmöglich; es ist aber andererseits sehr schwierig, eine richtige Grenze zu ziehen, und es ist dem Buch deshalb nicht zum Vorwurf anzurechnen, daß es nur eine Auswahl bringt. Daß sich mitunter bedauerliche Irrtümer in dieser Arbeit finden — der Rotzbacillus wird beispielsweise als beweglich angegeben — und daß die Litteraturnachweise so sehr spärlich sind, ist freilich weniger angenehm. Die in diesen tabellarischen Beschreibungen der Arten eingehaltene Form ist folgende:

I. Nichtpathogene Bakterien.
  1) Mikrokokken.
    A. Die Gelatine verflüssigend.
      a) Farbstoff produzierend.
      b) Keinen Farbstoff produzierend.
    B. Die Gelatine nicht verflüssigend.
      a) Farbstoff produzierend.
      b) Keinen Farbstoff produzierend.
  2) Bacillen.
    A. Die Gelatine verflüssigend.
      a) Farbstoff produzierend.
      b) Keinen Farbstoff produzierend.
    B. Die Gelatine nicht verflüssigend.
      a) Farbstoff produzierend.
      b) Keinen Farbstoff produzierend.
  3) Spirillen.
    A. Die Gelatine verflüssigend.
    B. Die Gelatine nicht verflüssigend.
      a) Farbstoff produzierend.
      b) Keinen Farbstoff produzierend.

II. Pathogene Bakterien.
  1) Für den Menschen specifisch pathogen.
  2) Für Tiere specifisch pathogen.
  3) Für Tiere pathogen, beim Menschen gefunden.
  4) Für Tiere pathogen, von verschiedener Herkunft.

Eine sehr brauchbare Zusammenstellung ist die, nach welcher die Bakterien nach ihren Fundorten geordnet werden. Im ganzen

werden 376 Organismen, darunter allerdings einige Pilze, beschrieben.

Ein ganz merkwürdig verkünsteltes und unnatürliches System wendet MIQUEL (46) an; dasselbe ist so vorzugsweise auf die Konstanz physiologischer Merkmale gegründet, daß es so recht deutlich die Abwege veranschaulicht, auf welche die Bakteriensystematik geraten war. Es würde zu weit führen, dieses System ausführlich wiederzugeben, da es aber für die ganze physiologische Systematisierung besonders charakteristisch und im allgemeinen wenig bekannt ist, so soll der allgemeine Grundzug desselben in ähnlicher Weise, wie bei WARD (55), hier mitgeteilt werden:

I. Wachstum aërob.
  Bis 20° C wachsend, Sektion A.
  Erst oberhalb 20° C wachsend, Sektion B.
  Erst oberhalb 40° C wachsend, Sektion C.

II. Wachstum anaërob.
  Bis zu 20° C wachsend, Sektion D.
  Erst über 20° C wachsend, Sektion E.
  Erst über 40° C wachsend, Sektion F.

Die Sektion A wird nun in folgender Weise weiter eingeteilt:

a) Die Zellen sind Kokken	Pathogen . . .	Tribus	I.
	Zymogen . . .	„	II.
	Saprogen . . .	„	III.
b) Die Zellen bilden Fäden	Pathogen . . .	„	IV.
	Zymogen . . .	„	V.
	Saprogen . . .	„	VI.
c) Die Zellen sind Schrauben	Pathogen . . .	„	VII.
	Zymogen . . .	„	VIII.
	Saprogen . . .	„	IX.
d) Die Zellen haben andere Formen	Pathogen . . .	„	X.
	Zymogen . . .	„	XI.
	Saprogen . . .	„	XII.

Tribus I erfährt nun folgende weitere Einteilung in Gruppen.

* In gewöhnlicher Nährgelatine wachsend.
  † Kolonien weiß oder grau.
    § Gelatine verflüssigend . . . . . Gruppe 1
    §§ Gelatine nicht verflüssigend . . . . . „ 2
  †† Kolonien gelb oder gelblichgrün.
    § Gelatine verflüssigend . . . . . „ 3
    §§ Nicht verflüssigend . . . . . „ 4
  ††† Kolonien rot oder rötlich.
    § Verflüssigend . . . . . „ 5
    §§ Nicht verflüssigend . . . . . „ 6

** In gewöhnlicher Nährgelatine nicht wachsend.
  † In alkalischer Gelatine wachsend.
    § Kolonien weißlich.
      1) Verflüssigend . . . . . „ 7
      2) Nicht verflüssigend . . . . . „ 8
    §§ Kolonien gelblich.
      1) Verflüssigend . . . . . „ 9
      2) Nicht verflüssigend . . . . . „ 10

§§§ Kolonieen rötlich.
1) Verflüssigend . . . . . Gruppe 11
2) Nicht verflüssigend . . . . . „ 12

†† In saurer Gelatine wachsend.
§ Kolonieen weißlich.
1) Verflüssigend . . . . . „ 13
2) Nicht verflüssigend . . . . . „ 14
§§ Kolonieen gelblich.
1) Verflüssigend . . . . . „ 15
2) Nicht verflüssigend . . . . . „ 16
§§§ Kolonien rötlich.
1) Verflüssigend . . . . . „ 17
2) Nicht verflüssigend . . . . . „ 18

††† In Blutserum wachsend . . . . . „ 19

†††† In Fleischbrühe wachsend.
§ Trübung hervorrufend . . . . . „ 20
§§ Niederschläge bildend . . . . . „ 21
§§§ Häutchen an der Oberfläche bildend . . . . „ 22

††††† In ohne Hitze sterilisierten tierischen Flüssigkeiten wachsend.
§ Trübung hervorrufend . . . . . „ 23
§§ Niederschläge bildend . . . . . „ 24
§§§ Häutchen an der Oberfläche bildend . . . . „ 25

†††††† In ohne Hitze sterilisierten pflanzlichen Flüssigkeiten wachsend.
§ Trübung hervorrufend . . . . . „ 26
§§ Niederschläge bildend . . . . . „ 27
§§§ Häutchen an der Oberfläche bildend . . . . „ 28

††††††† In mineralischen Lösungen wachsend.
§ Trübung hervorrufend . . . . . „ 29
§§ Niederschläge bildend . . . . . „ 30
§§§ Häutchen an der Oberfläche bildend . . . . „ 31

Jede dieser 31 Gruppen wird nun wiederum noch weiter zergliedert. Gruppe 1 in folgender Weise:

I. Monococcus.
Kolonien weiß.
„ grau.
„ irisierend.

II. Diplococcus.
Kolonien rund.
„ scheibenförmig.
„ lamellenartig.

III. Streptococcus.
Kolonien warzig.
„ mit Vorsprüngen (Fortsätzen).
„ unregelmäßig.

IV. Tetracoccus.
Kolonien radiär.
„ beweglich.
„ amöboid.

V. Sarcina.
Kolonien ganz undurchsichtig.
„ durchscheinend.
„ mit konzentrischen Zonen.

In ganz ähnlicher Weise werden die übrigen Sektionen in Tribus, die Tribus in Gruppen und diese wieder weiter in Unterabteilungen zerlegt, wodurch eine außerordentlich weitgehende, aber natürlich völlig wertlose und sogar für die einfache Bestimmung der Bakterien gänzlich unbrauchbare Einteilung herbeigeführt wird. Denn es ist bekannt, wie verschieden die Arten sich hinsichtlich Farbstoffproduktion, Gelatineverflüssigung, Wachstum bei bestimmten Temperaturen u. s. w. verhalten, und wenn MIQUEL sich die Mühe genommen hätte, Bakterien nach seiner eigenen schematischen Tabelle zu bestimmen, so würde er deren Unbrauchbarkeit wohl bald selbst erkannt haben.

Nicht viel besser ist die Einteilung bei WOODHEAD (59), jedoch viel weniger gekünstelt und darum wenigstens praktisch brauchbarer. Bei ihm werden nur 3 Gattungen, Micrococcus, Bacillus und Spirillum als Haupttypen aufgestellt und die Arten dann wieder nach dem Aussehen der Kulturen etc. unterschieden, es ist also ebenfalls kein System, sondern eine Bestimmungstabelle.

Erst MACÉ [1]) versucht wieder die von ihm beschriebenen Bakterien systematisch zu ordnen und kommt zu einem natürlicheren System, allerdings, ohne daß er irgend einen neuen Gesichtspunkt für seine Einteilung brächte; dieselbe lehnt sich vielmehr sehr eng an frühere an. Hervorzuheben ist, daß in seinem Werke die Bakterien, die er selbst beobachtet hat, meist besser beschrieben sind als früher, und daß er sich bei der Zahl der beschriebenen Arten sehr eingehend mit der Litteratur vertraut zeigt. Eine Angabe seines Systems ist aus den angeführten Gründen überflüssig.

Von nicht zu unterschätzender Bedeutung ist eine Arbeit von WARD (55), welche einige der bis 1892 aufgestellten Systeme bespricht und zum Schluß darauf hinweist, daß gewisse Verhältnisse bei der Beschreibung einer jeden Bakterienart zu berücksichtigen seien, wenn man eine sichere Unterscheidung der Arten ermöglichen wolle. Er scheint von der Aufstellung von Systemen, die zunächst doch nur einen provisorischen und durchaus künstlichen Charakter tragen könnten, keine besondere Förderung für die Bakterienkunde zu erwarten, sondern mehr von einer eingehenden und umfassenden Artbeschreibung. Eine solche solle enthalten:

1) den Fundort resp. Wohnort;
2) das Nährmedium, wobei zu berücksichtigen ist, auf welchen verschiedenen Nährböden ein Wachstum stattfindet, welcher sich als bester Nährboden bewährt u. s. w. Alle die hierbei in Betracht kommenden Fragen sollen bis ins einzelne hinein untersucht werden, ebenso wie bei den folgenden Punkten;
3) Gasverhältnisse. — Aërobes und anaërobes Wachstum, Einfluß von Ersetzung der Luft durch Kohlensäure, Wasserstoff u. s. w.;
4) Temperatureinflüsse;
5) Morphologie und Entwickelungsgeschichte;
6) Specielle Eigenschaften;
7) Pathogenität.

Es ist keine Frage, daß, wenn diese Verhältnisse eingehend untersucht werden, sich Artmerkmale von hinreichender Zahl ergeben

1) MACÉ, Traité pratique de bactériologie. Paris (Baillières et fils) 1892.

müssen, um nahestehende Formen zu unterscheiden; ein Fortschritt, soweit er die natürliche Anordnung der Bakterien betrifft, ist aber mit diesen Vorschlägen WARD's nicht zu erreichen.

Einen neuen Versuch zur Begründung eines natürlichen Systems der Bakterien, soweit es sich um Stäbchen und Schraubenbakterien handelt, hat ALFRED FISCHER gemacht (15). Er benutzt dabei morphologische und entwickelungsgeschichtliche Momente, nämlich Sporenbildung und Begeißelung. Sein System ist folgendes:

1. Familie: Bacillacei.
   Vegetationskörper einzellig, gerade mit ausgesprochener Längsachse, bald kurz-ellipsoidisch, bald gestreckt stäbchenförmig; Teilung immer in derselben Richtung, senkrecht der Längsachse, mit oder ohne Kettenwuchs und Bewegung. Sporen teils endospor, teils arthrospor.
   1. Unterfamilie: Bacillei.
      Unbeweglich, ohne Geißeln.
      a) Mit Endosporen.
      1. Gattung: Bacillus, Sporenstäbchen cylindrisch.
      2. „ Paracloster, Sporenstäbchen spindelförmig.
      3. „ Paraplectrum, Sporenstäbchen keulig.
      b) Ohne Endosporen, mit Arthrosporen.
      4. Gattung: Arthrobacter.
   2. Unterfamilie: Bactriniei.
      Beweglich mit polarer Einzelgeißel.
      1. Gattung: Bactrinium, Sporenstäbchen cylindrisch.
      2. „ Clostrinium, Sporenstäbchen spindelförmig.
      3. „ Plectrinium, Sporenstäbchen keulig.
      4. „ Arthrobactrinium mit Arthrosporen.
   3. Unterfamilie: Bactrillei.
      Beweglich mit polaren Geißelbüscheln.
      1. Gattung: Bactrillum, Sporenstäbchen cylindrisch.
      2. „ Clostrillum, Sporenstäbchen spindelförmig.
      3. „ Plectrillum, Sporenstäbchen keulig.
      4. „ Arthrobactrillum mit Arthrosporen.
   4. Unterfamilie: Bactridiei.
      Beweglich mit diffusen Geißeln.
      1. Gattung: Bactridium, Sporenstäbchen cylindrisch.
      2. „ Clostridium, Sporenstäbchen spindelförmig.
      3. „ Plectridium, Sporenstäbchen keulig.
      4. „ Diplectridium, Sporenstäbchen hantelförmig.
      5. „ Arthrobactridium mit Arthrosporen.
2. Familie: Spirillacei.
   Vegetationskörper einzellig, bogig oder spiralig gekrümmt und gedreht, mehr oder weniger gestreckt, Teilung immer senkrecht zur Längsachse, oft zu kurzen, wenigliedrigen Ketten verbunden, sehr oft paarweise; meist lebhaft bewegt. Sporenbildung unbekannt.
   1. Gattung: Vibrio. Zellen kurz, schwach bogig, kommaartig gekrümmt, mit polarer Einzelgeißel.
   2. Gattung: Spirillum. Zellen lang, spiralig gedreht, korkzieherartig, auf dem Deckglas angetrocknet halbkreisförmig, mit einem meist polaren Geißelbüschel aus mehreren langen Haupt- und mehreren kurzen Nebengeißeln.

Dieses neue System ist endlich wieder eine Fortbildung und eine wirkliche Vervollkommnung der Bakteriensystematik, wenn auch nicht alle Punkte, auf welche dabei ein besonderes Gewicht gelegt wird, allgemein anerkannt werden können. Namentlich ist es die immer noch verwendete Einteilung in endospore und arthrospore Bakterien, die wohl kaum mehr von allen Bakteriologen gut geheißen werden wird. Ferner ist der Unterschied in cylindrische, spindelförmige und keulige sporentragende Stäbchen nicht einmal immer ein gutes Artmerkmal, sondern sogar meist innerhalb gewisser Grenzen, die bei der einen Art eng, bei der anderen sehr weit gezogen sein können, veränderlich und darum als Gattungsmerkmal zu verwerfen. Auch die Gattungsnamen hätten wohl etwas für die Zunge geeigneter gestaltet werden können.

Etwas früher, als dieses System erschien, hatte ich selbst die Grundzüge meines Systems der Oeffentlichkeit übergeben (44) und dasselbe später bei der Bearbeitung der Bakterien für ENGLER und PRANTL's Pflanzenfamilien (45) etwas weiter ausgeführt. Es ist in kaum veränderter Form auch dieser Systematik zu Grunde gelegt:

Bacteria.

Phycochromfreie Spaltpflanzen mit Teilung nach ein, zwei oder drei Richtungen des Raumes. Viele Arten besitzen Endosporenbildung; wo Beweglichkeit der Zellen vorhanden ist, wird dieselbe durch geißelartige Bewegungsorgane, seltener durch undulierende Membranen (Uebergang zu den Phycochromaceen) vermittelt.

I. Familie **Coccaceae.**

Zellen in freiem Zustande völlig kugelrund; Teilung nach ein, zwei oder drei Richtungen des Raumes, indem sich jede Kugelzelle in Kugelhälften, Kugelquadranten oder Kugeloktanten teilt, die wieder zu Vollkugeln heranwachsen. Endosporenbildung selten.

1. Gattung Streptococcus.

Die Zellen teilen sich nur nach einer Richtung des Raumes, wodurch, wenn sie nach der Teilung verbunden bleiben, perlschnurartige Ketten entstehen können. Bewegungsorgane fehlen.

2. Gattung Micrococcus.

Die Zellen teilen sich nach zwei Richtungen des Raumes, wodurch sich beim Verbundenbleiben der Zellen nach der Teilung merismopediaartige Täfelchen bilden können. Bewegungsorgane fehlen.

3. Gattung Sarcina.

Die Zellen teilen sich nach drei Richtungen des Raumes, wodurch, wenn sie nach der Teilung verbunden bleiben, warenballenartig eingeschnürte Pakete entstehen können. Bewegungsorgane fehlen.

4. Gattung Planococcus.

Die Zellen teilen sich nach zwei Richtungen des Raumes, wie bei Micrococcus, besitzen aber geißelförmige Bewegungsorgane.

5. Gattung Planosarcina.

Die Zellen teilen sich wie bei Sarcina nach drei Richtungen des Raumes, besitzen aber geißelförmige Bewegungsorgane.

II. Familie **Bacteriaceae.**

Zellen länger oder kürzer cylindrisch, gerade, niemals schraubig gekrümmt; Teilung nur nach einer Richtung des Raumes, nach vorausgegangener Längsstreckung des Stäbchens.

1. Gattung Bacterium.
Zellen ohne Bewegungsorgane, oft mit Endosporenbildung.

2. Gattung Bacillus.
Zellen mit über den ganzen Körper angehefteten Bewegungsorganen, oft mit Endosporenbildung.

3. Gattung Pseudomonas.
Zellen mit polaren Bewegungsorganen. Endosporenbildung kommt bei einigen Arten vor, ist aber selten.

III. Familie **Spirillaceae.**
Zellen schraubig gewunden oder Teile eines Schraubenumganges darstellend. Teilung nur nach einer Richtung des Raumes nach voraufgegangener Längsstreckung.

1. Gattung Spirosoma.
Zellen ohne Bewegungsorgane, starr.

2. Gattung Microspira.
Zellen starr, mit 1, seltener 2—3 polaren, wellig gebogenen Geißeln.

3. Gattung Spirillum.
Zellen starr, mit polaren Büscheln von 5—20 meist halbkreisförmig oder sehr flach wellig gebogenen Geißeln.

4. Gattung Spirochaete.
Zellen schlangenartig biegsam. Bewegungsorgane unbekannt, vielleicht eine undulierende Membran.

IV. Familie **Chlamydobacteriaceae.**
Formen von sehr verschiedener Entwickelungsstufe, aber alle ausgezeichnet durch eine feste Hülle oder Scheide, welche die zu verzweigten oder unverzweigten Fäden vereinigten Zellen umgiebt.

1. Gattung Streptothrix.
Zellen zu einfachen, unverzweigten Fäden vereinigt. Teilung nur nach einer Richtung des Raumes. Fortpflanzung durch bewegungslose Conidien.

2. Gattung Cladothrix.
Zellen zu pseudodichotomverzweigten Fäden verbunden. Teilung nur nach einer Richtung des Raumes. Vegetative Vermehrung durch Ablösung ganzer Aeste. Fortpflanzung durch polar begeißelte Schwärmer.

3. Gattung Crenothrix.
Zellen zu unverzweigten Fäden vereinigt mit anfangs nur nach einer Richtung vor sich gehender Teilung. Später teilen sich die Zellen nach allen drei Richtungen des Raumes. Die Teilungsprodukte runden sich ab und werden zu Fortpflanzungszellen.

4. Gattung Phragmidiothrix.
Zellen zu anfangs unverzweigten Fäden verbunden, sich nach drei Richtungen des Raumes teilend und so einen Zellenstrang darstellend. Später können einzelne Zellen durch die sehr feine, eng anliegende Scheide hindurchwachsen und zu Verzweigung Veranlassung geben.

5. Gattung Thiothrix.
Unverzweigte, in feine Scheiden eingeschlossene, unbewegliche Fäden mit Teilung der Zellen nach einer Richtung des Raumes. Die Zellen mit Schwefelkörnchen.

Anhang. V. Familie **Beggiatoaceae.**

Zellen zu scheidenlosen Fäden verbunden; Teilung nach einer Richtung des Raumes. Bewegung durch undulierende Membran, wie bei Oscillaria.

Gattung Beggiatoa.

Zellen mit Schwefelkörnchen.

Litteratur.

1) *Amtlicher Bericht über die 33. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Bonn* 1857 (1859).
2) **de Bary**, *Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bakterien*, 1884.
3) — — *Vorlesungen über Bakterien, II. Aufl.* 1887.
4) *Bericht über die Thätigkeit der botanischen Sektion der Schlesischen Gesellschaft für vaterländische Kultur* 1871, *p.* 25.
5) **Billroth**, *Untersuchungen über die Vegetationsformen von Coccobacteria septica, Berlin* 1874.
6) **Cohn, F.**, *Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte mikroskopischer Algen und Pilze, Nova Acta Acad. Caes. Leop. Carol. Nat. Cur. Vol. XXIV P. I.*
7) — — *Ueber den Brunnenfaden (Crenothrix polyspora), Beiträge zur Biologie der Pflanzen Bd. I Heft* 1, 1870.
8) — — *Untersuchungen über Bakterien, Beiträge zur Biologie der Pflanzen Bd. I Heft* 2, 1872.
9) — — *Untersuchungen über Bakterien II, Beiträge zur Biologie der Pflanzen Bd. I Heft* 2, 1875.
10) — — *Untersuchungen über Bakterien IV, Beiträge zur Biologie der Bacillen, Beiträge zur Biologie der Pflanzen Bd. II Heft* 2, 1876.
11) **Dujardin, Félix**, *Histoire naturelle des zoophytes, infusoires comprenant la physiologie et la classification, Paris* 1841.
12) **Ehrenberg**, *Die Infusionstierchen als vollkommene Organismen, Leipzig* 1838.
13) — — *Ueber die seit 27 Jahren noch wohlerhaltenen Organisationspräparate des mikroskopischen Lebens, Abhandl. der K. Akad der Wissensch. zu Berlin* 1862.
14) **Eisenberg**, *Bakteriologische Diagnostik, III Aufl.* 1891.
15) **Fischer, Alfred**, *Untersuchungen über Bakterien, Pringsheim's Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik Bd. XXVII Heft* 1, 1895.
16) **Flügge**, *Mikroorganismen, II. Aufl.* 1886.
17) **Giard**, *Sur le Crenothrix Kühniana, Comptes rendus Bd. XCV No.* 5 1882.
18) **Hallier, Ernst**, *Untersuchung des pflanzlichen Organismus, welcher die unter dem Namen Gattine bekannte Krankheit der Seidenraupen erzeugt, S.-A. aus dem Jahresbericht des Vereins zur Beförderung des Seidenbaues f. d. Provinz Brandenburg* 1867/68.
19) — — *Parasitologische Untersuchungen bezüglich auf die pflanzlichen Organismen bei Masern, Hungertyphus, Darmtyphus, Blattern, Kuhpocken, Schafpocken, Cholera nostras etc.*, 1868.
20) — — *Die pflanzlichen Parasiten des menschlichen Körpers*, 1866.
21) — — *Mykologische Untersuchungen I. Neue Untersuchung der Sarcina ventriculi und Vergleich mit verwandten Organismen, Landwirthsch. Versuchsstationen Bd. VIII* 1866 *p.* 411.
22) — — *Der pflanzliche Organismus im Blute der Scharlachkranken, Hedwigia* 1871 *p.* 169.
23) — — *Untersuchung der Parasiten beim Tripper, beim weichen Schanker, bei der Syphilis und bei der Rotzkrankheit, Flora* 1868 *No.* 19.
24) — — *Phytopathologie, Leipzig* 1868.
25) — — *Das Cholera-Contagium, Leipzig* 1867.
26) — — *Gärungserscheinungen, Untersuchungen über Gärung, Fäulnis und Verwesung mit Berücksichtigung der Miasmen und Kontagien, sowie der Desinfektion, Leipzig* 1867.
27) — — *Die Leptothrix-Schwärmer und ihr Verhältnis zu den Vibrionen, M. Schultze's Arch. Bd. II* 1866 *p.* 67.
28) *Hedwigia* 1872 *No.* 1.

29) **Hueppe**, *Die Formen der Bakterien und ihre Beziehungen zu den Gattungen und Arten*, *Wiesbaden* 1886.
30) — — *Naturwissenschaftliche Einführung in die Bakteriologie*, *Wiesbaden* 1896.
31) — — *Die Methoden der Bakterienforschung*, *ein Handbuch der gesamten Methoden der Mikrobiologie*, *V. Aufl. Wiesbaden* 1891.
32) — — *in Fortschritte der Medizin I* 1883.
33) **Klebs, Edwin**, *Beiträge zur Kenntnis der Mikrokokken*, *Arch. f. exp. Path. u. Pharmak. Bd. I Heft* 1 (1873).
34) — — *Beiträge zur Pathologie der Schußwunden*, *Leipzig* 1872.
35) — — *Beiträge zur Kenntnis der pathogenen Schizomyceten*, *Arch. f. exp. Path. u. Pharmak. Bd. IV* 1875.
36) — — *Der Micrococcus der Variola und Vaccina*, *Arch. f. exp. Path. u. Pharmak. Bd. X* 1879.
37) — — *und* **Tommasi-Crudeli**, *Studien über die Natur des Wechselfiebers und über die Natur der Malaria*, *Arch. f. exp. Path. u. Pharmak. Bd. XI* 1880.
38) **Koch, Robert**, *Die Aetiologie der Milzbrandkrankheit, begründet auf die Entwickelungsgeschichte des Bacillus anthracis*, *Beiträge zur Biologie der Pflanzen Bd. II* 1876 *Heft* 2 *p.* 277.
39) **Kurth, Heinrich**, *Bacterium Zopfii*, *ein Beitrag zur Kenntnis der Morphologie u. Physiologie der Spaltpilze*, *Bot. Ztg.* 1883 *p.* 412.
40) **Lankester, Ray**, *On a peach-coloured Bacterium*, *Bacterium rubescens n. sp.*, *Quarterly Journal of microscopical science V. XIII New Series* 1873.
41) **Lister, Joseph**, *On the germ theory of putrefaction and other fermentative changes*, *Nature*, *July* 10 *and* 17, 1872.
42) — — *A further contribution to the natural history of Bacteria and the germ theorie of fermentative changes*, *Quarterly Journal of microscopical science V. XIII New Series* 1873 *p.* 380.
43) **Lüders, Johanna**, *Ueber Abstammung und Entwickelung des Bacterium Termo Dujard.* = *Vibrio Lineola Ehrenbg.*, *Bot. Ztg.* 1866 *p.* 33 *und M. Schultze's Arch Bd. III* 1867 *p.* 317.
44) **Migula, W.**, *Ueber ein neues System der Bakterien*, *Arbeiten aus dem bakt. Institut der Technischen Hochschule zu Karlsruhe Bd. I Heft* 1, 1894.
45) — — *Schizomycetes in Engler und Prantl's Natürl. Pflanzenfamilien* 1895.
46) **Miquel**, *Manual pratique d'analyse bact. des eaux*, *Paris* 1891.
47) **Müller, O. F.**, *Animalcula infusoria*, *fluviatilia et terestria*, *Hauniae* 1786.
48) **Nägeli**, *Gattungen einzelliger Algen*, 1848.
49) **Perty, M.**, *Zur Kenntnis kleinster Lebensformen*, *Bern* 1852.
50) **Prazmowsky**, *Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte und Fermentwirkung einiger Bakterienarten*, 1880.
51) **Schröter**, *Die Pilze*, *Bd. III In Kryptogamenflora von Schlesien* (*Bakterien* 1886).
52) **van Tieghem**, *Traité de Botanique*, *I. Aufl.* 1883 *II. Aufl.* 1891.
53) — — *in Bullet. de la Soc. Bot. de France T. XXVII p.* 178.
54) **de Toni et Trevisan**, *Sylloge Schizomycetum*, *Padua* 1889.
55) **Ward, H. Marshall**, *On the characters, or marks, employed for classifying the Schizomycetes*, *Annals of Botany Vol. VI No.* 21 *April* 1892.
56) **Warming, Eug.**, *Om nogle ved Danmarks Kyster levende Bacterier*, *Kjöbenhavn* 1876.
57) **Winter**, *Die Pilze in Rabenhorst's Kryptogamenflora*, *Lfg.* 1.
58) **Woodhead**, *Bacteria and their products*, *London* 1891.
59) **Zopf**, *Die Bakterien*, *I. Aufl.* 1884, *II. Aufl.* 1885.
60) — — *Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen über Crenothrix polyspora* 1879.
61) — — *Zur Morphologie der Spaltpflanzen* 1882.

II. ABSCHNITT.

Morphologie und Entwickelungsgeschichte.

1. Kapitel. Aeussere Gestalt der Bakterienzelle.

Gegenüber der Fülle von Gestalten, welche vielen Gruppen von niederen Organismen eigen ist, wie den Radiolarien, den Diatomeen und Desmidieen, zeigen die Bakterien eine große Einförmigkeit. Drei Gestalten sind es, welche uns mit unwesentlichen Abänderungen immer wieder bei ihnen entgegentreten: die Kugel, das cylindrische und das schraubig gekrümmte Stäbchen.

Die Kugel kann sich naturgemäß nur hinsichtlich des Durchmessers verändern; so bewegen sich auch die morphologischen Verschiedenheiten der Einzelzellen verschiedener Kugelbakterien innerhalb eines sehr engen Rahmens, sie stellen sich nur als größere oder kleinere Kugeln dar.

Bei dem cylindrischen Stäbchen können die Unterschiede sich in zwei Richtungen entsprechend dem Dicken- und dem Breitendurchmesser bewegen, und dadurch entsteht schon eine etwas größere Mannigfaltigkeit der Formen. Ein Stäbchen kann länger und dicker, oder kürzer und dicker, oder länger und dünner, oder kürzer und dünner sein als ein anderes.

Bei dem schraubig gekrümmten Stäbchen kommt außer diesen beiden Gruppen von Verschiedenheiten noch eine dritte hinzu: die Höhe der Schraubenumgänge, es kann also auch noch steiler oder flacher gewunden sein als ein anderes.

Nur in diesen drei Grundtypen treten die vegetativen außerhalb von Verbänden befindlichen Einzelzellen der Bakterien auf; aber diese Grundtypen sind fast lückenlos durch alle denkbaren Uebergänge miteinander verbunden. Der Unterschied zwischen einem echten Kugelbacterium und einem sehr kurzen Stäbchen ist unter dem Mikroskop weit schwerer zu erkennen als zwischen einem kurzen und einem langen Stäbchen. Ebenso giebt es Stäbchen, welche eine gewisse Neigung zur schraubigen Krümmung zeigen, und es giebt Schraubenbakterien, die so flache Windung besitzen, daß man im Zweifel sein kann, ob man ein cylindrisches oder ein schraubig gewundenes Stäbchen vor sich hat. Im letzteren Falle giebt in der Regel das Aussehen der Zellverbände Aufschluß. Ein Stäbchen bildet im Verlauf seines Wachstums und seiner Teilungen Fäden, die wohl

hin und wieder gebogen, aber niemals regelmäßig schraubig gekrümmt sind, während Schraubenbakterien wohl hin und wieder ziemlich gerade gestreckte, meist aber im Verlauf der ganzen Länge oder doch an irgend einer Stelle deutlich schraubige — unter dem Mikroskop in der Regel wellenförmig gekrümmt erscheinende — Zellreihen bilden.

Ihrer Form nach ähneln sie also den einfachsten Vertretern der Algen, den Phycochromaceen; die Kugelform entspricht den Chroococcaceen, die Stäbchenform den Oscillarien und die Schraubenform der Gattung Spirulina. Und diese Aehnlichkeit setzt sich auch bis in die Anordnung zu Verbänden, wie später noch ausführlicher dargethan werden soll, fort. Freilich sind die Phycochromaceen, abgesehen von ihrer Farbe, sofort durch die sehr viel größeren Zellen zu unterscheiden; sie sind Riesen gegenüber den Bakterien, nur wenige der letzteren reichen in ihren Dimensionen an die kleineren Vertreter der Spaltalgen heran.

So einfach aber die Formen der Bakterien sind, giebt es doch eine Anzahl subtilerer Merkmale, welche die morphologische Unterscheidung ähnlicher Formen oft bedeutend erleichtern. Bei der Kugelform ist freilich nichts derartiges zu erwarten, wohl aber bei der Stäbchenform, welcher die größte Zahl der Arten angehört. Namentlich sind es die Zellenden, welche bei einzelnen, sonst ähnlichen Arten Verschiedenheiten aufweisen. Bei dem Milzbrandbacterium, Bacterium anthracis, sind diese Enden vollkommen stumpf, wie abgehackt; zuweilen erscheinen sie im gefärbten Zustande sogar etwas eingezogen, sodaß zwischen zwei aneinander hängenden Stäbchen ein feiner, linsenförmiger Spalt entsteht. Bei dem Bacillus subtilis, der sonst in seiner Form eine gewisse Aehnlichkeit mit ersterem zeigt, sind die Enden deutlich, nahezu halbkugelig abgerundet, so daß in gefärbtem Zustande zwei Zellen eines Fadens durch einen feinen bikonkaven Spalt getrennt erscheinen. Die Abrundung der Enden kann nun ganz verschieden sein, bis zur spitz-elliptischen Gestalt von der kaum merkbaren Rundung an. Auch erscheinen zuweilen die Enden ein und derselben Zelle, durch den Teilungsvorgang beeinflußt, verschieden ausgebildet; wenn sich im allgemeinen auch dieser Zustand nicht erhält, sondern nur ein vorübergehender ist, so kann er doch so charakteristisch sein, daß er leicht zu einem Artmerkmal werden kann. So erscheint in der Regel bei der Diploform des Bacterium pneumoniae (FRAENKEL) das freie Ende jedes Stäbchens lanzettförmig zugespitzt, während das andere normale Rundung zeigt. Dieser Umstand prägt dem Organismus ein so charakteristisches Aussehen auf, daß er deshalb sogar Diplococcus lanceolatus genannt werden konnte.

Manche Stäbchen zeigen auch, ganz abgesehen von Sporenbildung, Neigung, an den Polen oder in der Mitte etwas anzuschwellen und so Hantel- oder Spindelform anzunehmen. Doch sind diese Merkmale in der Regel sehr inkonstant und wenigstens zum Teil als Involutionsformen zu deuten. Noch häufiger treten sie aber im Verlauf der Sporenbildung auf und können dann allerdings oft sehr charakteristisch sein. Hierdurch können ausgeprägte Nachen- oder Spindelformen, sowie Trommelschlägelformen (Köpfchenbakterien) entstehen, Gestalten, die sogar zuweilen für einzelne Arten sehr charakteristisch sind.

Von diesen typischen Formen der Bakterienzelle kommen nun allerdings vereinzelte Abweichungen vor, welche aber nur einige, ohnehin nicht ganz zweifellos zu den Bakterien gehörige Organismen betreffen. Hier würden zunächst die Vertreter der Gattungen Chromatium und Rhabdochromatium (WINOGRADSKY, 6) zu nennen sein, welche in ihrem Bau und ihrer Begeißelung noch als eigene Untergattungen zu Pseudomonas gehören würden. Bei ihnen geht der stäbchenförmige Bau der Zelle in einen mehr oder weniger spindelförmigen über. Aber auch die Reinheit der Spindelform bleibt nicht gewahrt, sondern es treten noch an verschiedenen Stellen der Zelle Einschnürungen und Anschwellungen auf, welche als Vorbereitungen zu späteren Zellteilungen angesehen werden können. Besonders extrem sind dabei die Zellen des Rhabdochromatium fusiforme (WINOGRADSKY, l. c. Taf. IV, Fig. 13). Wie aber die Schwefelbakterien überhaupt durch Aenderung gewisser Eigenschaften infolge von Anpassung an besondere biologische Verhältnisse nicht mehr zu den typischen Bakterien zu rechnen sind, so ist dies ganz besonders bei diesen Gattungen der Fall.

Möglicherweise gehört auch eine von WARMING (5) unter dem Namen Spiromonas beschriebene eigentümliche Form zu den sog. Schwefelbakterien, vielleicht, nach der Drehung des Körpers zu urteilen, zu den Spirillen oder wenigstens zu den Schraubenbakterien. Aber die morphologische Beschreibung dieses Organismus ist so wenig ausführlich, daß er möglicherweise auch zu den Flagellaten gehören kann. Ausgezeichnet ist diese Form durch die eigentümliche Zuspitzung der Enden und die flache, bandartige Gestalt, die sich sonst bei den Bakterien, überhaupt bei den Schizophyten nicht wiederfindet. Auch die eigenartige Ausbildung der Randzone, wie sie namentlich in der Zeichnung besonders deutlich zum Ausdruck kommt, scheint mir dafür zu sprechen, daß es sich hier nicht um eine Bakterienart handelt, sondern um eine Flagellatenform.

Zu den abweichenden, wahrscheinlich ebenfalls nicht zu den Bakterien gehörenden Formen ist die bereits etwas sagenhaft gewordene Gattung Spirodiscus EHRENBERG's (1) zu rechnen. Diese seltsame schneckenartige Gestalt ist von EHRENBERG nur einmal beobachtet worden; von einer breiten Basis ausgehend, erhebt sich der Körper etwas in schneckenartigen Windungen, sich dabei rasch verjüngend. Die Farbe ist nach der Tafel ein unbestimmtes Olivbraun. Auch dieser Organismus, über dessen entwickelungsgeschichtliches und morphologisches Verhalten gar keine weiteren Beobachtungen vorliegen, ist besser aus der Gruppe der Bakterien zu streichen; ebenso wie für Spiromonas finden wir für diese Form keine verwandte unter den Schizophyten.

Läßt man also diese beiden, kaum den Bakterien angehörenden Organismen außer acht, so bleiben den gewöhnlichen vegetativen Zuständen thatsächlich nur die drei anfangs angegebenen Formen, die nur selten etwas vom Typus abweichen.

Außer diesen Formen normal entwickelter Zellen trifft man nun namentlich in künstlichen Kulturen gar nicht selten Zellen an, welche durchaus abnorme Gestalten zeigen und oft als Zeichen des eingetretenen Verfalls der Kultur zu bezeichnen sind. Die einzelnen Arten sind in ungleicher Weise zur Bildung solcher Involutionsformen disponiert. Wir kennen Arten, welche auf künstlichen Nährböden von Anfang an fast ausschließlich Involutionsformen bilden

(Spirosoma linguale) und andere, bei denen es niemals oder nur ganz ausnahmsweise dazu kommt, wenn man von der inneren Beschaffenheit der Zelle zunächst absieht. An dem Zustandekommen solcher Involutionsformen sind wohl alle schädlichen Einflüsse beteiligt, insbesondere nicht geeigneter Nährboden, schädliche Stoffe im Nährboden, Erschöpfung des Substrates, zu hohe Temperatur etc.

In ganz außergewöhnlichem Grade ist der Bacillus radicicola zu Involutionsformen geneigt. Nicht nur erscheinen hier bei den Zellen, die den Höhepunkt der Entwickelung überschritten haben, alle möglichen Formen, selbst Kugeln und schraubenartige Gestalten, sondern die einzelnen Zellen können sogar gewisse Verzweigungen zeigen. Es scheint, daß die Involutionsformen dieser Art sogar nach den Wirtspflanzen etwas verschieden sind, doch ist jedenfalls nicht alles, was MORCK (4) als Bakteroiden abbildet, hierher zu rechnen (z. B. Fig. 5, tab. IV, wo es sich zweifellos um irgendwie eingedrungene Saccharomyceten handelt). Diese Involutionsformen des Bacillus radicicola geben nach und nach ihre Selbständigkeit auf, sterben ab und stellen als Bakteroiden eiweißhaltige Bestandteile der Leguminosenzellen dar. Der Beginn des Absterbens der Bakterien wird durch das Auftreten der Involutionsformen charakterisiert. Uebrigens sind die morphologischen Verhältnisse dieses Organismus noch bei weitem nicht genügend erforscht.

Verzweigung von Bakterienzellen infolge von ungünstigen Lebensbedingungen scheint überhaupt nichts Außergewöhnliches zu sein. E. KLEIN (3) beobachtete sie bei Diphtheriebakterien im tierischen Körper, und beim Organismus der Tuberkulose sind sie vielfach, insbesondere von FISCHEL (2), beobachtet worden. Es ist allerdings in keinem dieser Fälle festgestellt, ob es sich um wirkliche Verzweigung von Zellen handelt, und es ist dies sogar zu bezweifeln, aber selbst wenn es so wäre, würde es noch kein Grund sein, diese Organismen aus der Gruppe der Stäbchenbakterien zu reißen und in die Nähe von Actinomyces zu stellen.

Bakterien, bei denen sich die Involutionsformen nach einiger Zeit auf künstlichen Nährböden mit Sicherheit einstellen und leicht zu beobachten sind, bei denen es oft sogar schwer hält, ein Präparat mit typischen Zellen zu erhalten, sind Bacterium aceti und Bacterium Pasteurianum. Gewöhnlich bilden diese Arten kürzere Zellreihen von lose aneinander haftenden, von einer Schleimschicht umgebenen Zellen. Von diesen Zellen schwellen einige an, werden kugelig, birnförmig, oft dreimal so dick als die normalen, wachsen zu bedeutender Länge aus, entweder schlank bleibend und sich dann gewöhnlich unregelmäßig krümmend, oder sie schwellen an irgend welchen Stellen auf und nehmen ganz unregelmäßige Gestalten an. Diese Zellen haben zunächst ihre Lebensfähigkeit noch nicht eingebüßt; eine Teilung findet jedoch in demselben Nährsubstrat nicht mehr statt. Wohl aber können sie sich noch weiter teilen und wieder zur Bildung normaler Zellen Veranlassung geben, wenn sie auf frisches Nährsubstrat übertragen werden. Lange scheinen sie jedoch ihre Entwickelungsfähigkeit nicht mehr zu behalten und rasch abzusterben, denn die meisten Zellen erweisen sich bei einer Kultur im hängenden Tropfen als teilungsunfähig. Eine Eigentümlichkeit der Involutionsformen ist es auch, daß ihr Inhalt arm an Protoplasma ist und daß sich meist sehr große Vakuolen in ihnen finden. Bei Uebertragung auf frischen

Nährboden vermehrt sich, sobald überhaupt noch eine Entwickelung eintritt, zunächst das Plasma, dann folgen Zellteilungen, die mit einer allmählichen Kontraktion der unförmlichen Zellen auf das normale Maß Hand in Hand gehen.

Involutionsformen treten aber nicht ausschließlich bei kümmerlich gedeihenden oder dem Absterben nahen Kulturen auf, sondern auch bei üppig wachsenden, wenn nur die natürlichen Lebensbedingungen der betreffenden Art in irgend einer Hinsicht nicht gegeben sind. In auffallender Weise macht sich dies namentlich bei vielen der sog. Leuchtbakterien bemerkbar. Bei ihnen kommen bald fast kugelige, bald stäbchenförmige, bald schrauben- oder kommaähnliche Gestalten vor. Aber es ist durchaus nicht ein Pleomorphismus bei ihnen im Sinne derjenigen Forscher anzunehmen, welche eine Vielgestaltigkeit als in der Art begründet ansehen sondern eine Vielgestaltigkeit, die durch Wirkung unnatürlicher Lebensverhältnisse hervorgebracht wird. Daß die Bakterien dabei gedeihen, und zwar oft sehr gut gedeihen, spricht nicht dagegen; auch in unseren Gewächshäusern gedeihen manche Pflanzen vortrefflich, die einen durchaus anderen Habitus erhalten als an ihrem natürlichen Standort im Freien. Selbst die Kultur im Garten bewirkt solche Veränderungen, daß wir in dem Stiefmütterchen unserer Blumenbeete kaum noch die wilde Pflanze des freien Landes wiedererkennen. In jeder Kultur auf künstlichen Nährböden, deren wir uns ja beinahe ausschließlich bedienen, sind aber die Lebensbedingungen für die Bakterien nicht natürliche, und es ist selbstverständlich, daß die Bakterien darauf in irgend einer Weise reagieren. In dem Artcharakter aber liegt es begründet, inwieweit sich diese Reaktionen auch äußerlich bemerkbar machen.

Wir haben also in den Involutionsformen ausschließlich die Reaktionen einer Art auf besondere von den natürlichen abweichende Lebensbedingungen zu erblicken. Nicht immer sind sie ein Zeichen des Verfalls und des Aufhörens der Entwickelung in einer Kultur, manchmal scheinen sie allerdings erst unmittelbar vor dem Absterben der Zellen aufzutreten.

Bei einer oberflächlichen Betrachtung der einzelnen Bakterienzelle ist ein Unterschied zwischen Vorn und Hinten (Cohn) oder zwischen Spitze und Basis nicht zu erkennen. Und in der That ist auch ein solcher in der Regel nicht vorhanden. Selbst wenn sich an dem einen Pol der Bakterienzelle eine Geißel befindet, so ist zwar ein vorübergehender Unterschied in der Ausbildung der beiden Pole vorhanden, und man kann den einen als das Vorderende, den anderen als das Hinterende bezeichnen; ein solcher Unterschied ist aber einmal nur individuell, weil sich gleichzeitig in derselben Kultur einer Art neben den an einem Pol begeißelten Individuen auch solche Zellen finden, die an beiden Polen Geißeln tragen und andere, die überhaupt nicht begeißelt sind. Er ist aber zweitens stets nur ein vorübergehender, da die Zellen, wenn sie noch in lebhafter Teilung begriffen sind, in der Regel vor der Teilung, und oft sogar schon lange vorher auch an dem anderen Pol eine Geißel ausbilden. Hört aber die lebhafte Entwickelung auf, so wird auch schließlich die Geißel an dem einen Pol abgeworfen und beide Zellenden sind wieder vollkommen gleich. Uebrigens würde man auch in Verlegenheit sein, welches von beiden Enden man als Vorder- oder Hinterende be-

zeichnen sollte, denn der geißeltragende Pol geht bei der Bewegung abwechselnd voran oder nach, denn die Bakterien ändern oft plötzlich die Richtung ihrer Bewegung in die entgegengesetzte um, ohne sich erst umzukehren. Da aber bei manchen größeren Formen das geißeltragende Ende öfter nachgeschleppt wird, so mag man immerhin dieses als das Hinterende bezeichnen.

Anders verhalten sich manche hochentwickelten Formen, sobald sie in Verbände zusammentreten; hier wird mitunter eine ausgeprägte Differenzierung in Basis und Spitze der Fäden wahrgenommen. Dementsprechend würde man auch von einem basalen und einem apikalen Teil der einzelnen Zellen dieses Fadens reden können, doch ist ein wahrnehmbarer Unterschied einzelner aus dem Verbande losgelöster Zellen ebenfalls nicht zu bemerken. Bei diesen hochentwickelten Formen ist es in der Regel die Basis, welche schwächer entwickelt ist; die Zellen sind bei Crenothrix polyspora an dem festsitzenden Ende oft sehr bedeutend dünner als an der Spitze des Fadens, der Unterschied ist aber nur am Faden selbst wahrzunehmen. Es ist möglich, daß auch die Zellen ungleich breit sind, daß der basale Teil schmäler ist als der der Spitze zugekehrte, aber der Unterschied ist zu gering, um durch Messungen wahrgenommen zu werden. Deshalb liegt auch die Möglichkeit vor, daß die Zellen an beiden Enden thatsächlich gleich breit sind, und daß nur die aufeinander folgenden Zellen immer um eine Kleinigkeit breiter werden.

Ein Unterschied in den beiden Enden des Stäbchens tritt auch zuweilen bei der Sporenbildung auf, indem die Spore sich bei manchen Arten nahe dem einen Pol bildet; aber auch hier kann man nicht gut von Basis und Spitze oder von Vorn und Hinten reden, denn gewöhnlich bilden zwei benachbarte Stäbchen eines Fadens die Sporen an den sich berührenden Polen aus.

Das Aussehen der Einzelzelle wird zuweilen noch dadurch einigermaßen verändert, daß sich um die eigentliche Zelle noch eine Gallert- oder Schleimhülle von sehr verschiedener Größe entwickeln kann. Dieselbe ist an dem ungefärbten, lebenden Bacterium jedoch kaum direkt sichtbar und kommt nur zur Beobachtung bei gefärbten Präparaten. Indessen sind diese „Kapselbacillen“ gegenüber der großen Menge anderer Arten selten, und die Kapseln werden auch oft nur unter ganz besonderen Lebensbedingungen entwickelt.

Litteratur.

1) **Ehrenberg**, *Die Infusionstierchen als vollkommene Organismen*, *Leipzig* 1838.
2) **Fischel, F.**, *Untersuchungen über die Morphologie u. Biologie des Tuberkuloseerregers*, 1893.
3) **Klein, E.**, *Ein weiterer Beitrag zur Aetiologie der Diphtherie*, *Centralbl. f. Bakteriologie u. Parasitenkunde Bd. VII* (1890) *No.* 25.
4) **Morck, Dietrich**, *Ueber die Formen der Bakteroiden bei den einzelnen Species der Leguminosen*, *Inaug.-Dissert. Leipzig* 1891.
5) **Warming**, *Om nogle ved Danmarks Kyster levende Bacterier*, *Kjöbenhavn* 1876.
6) **Winogradsky**, *Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Bakterien*, *Heft* 1, 1888.

2. Kapitel. Bau der Bakterienzelle.

§ 1. Die Zellmembran.

a) Morphologie der Zellmembran.

Die Zellmembran der Bakterien ist eine verhältnismäßig derbe, harte Hülle um den weichen, plasmatischen Inhalt, aber, wie es scheint, selbst ein ziemlich kompliziertes Gebilde. Die Thatsache, daß sie bei allen Bakterien, wenige nicht genau untersuchte Fälle abgerechnet, aus Eiweißkörpern besteht, daß bei den beweglichen Arten die Bewegungsorgane, die Geißeln, von einer äußeren Schicht der Membran ausgehen, macht es nicht unwahrscheinlich, daß die Membran bei den Bakterien nicht die gewissermaßen passive Rolle wie bei den übrigen Pflanzenzellen spielt, sondern aktiv an den Lebensvorgängen der Bakterienzelle sich beteiligt. Man kann sie als eine äußere festere Schicht des Protoplasmas auffassen, welcher jedoch noch vollkommen die Eigenschaften desselben zukommen.

Wenn man der Membran die Eigenschaften des Protoplasmas zuerkennt, so ist damit auch gewissermaßen schon angedeutet, daß wir über ihren feineren Bau sehr wenig wissen. Daß sie aber den Bakterienzellen auf allen Entwickelungsstufen eigen ist und unter keinen Umständen fehlt, läßt sich leicht durch die Plasmolyse (Fischer, 11) nachweisen. Unter dem Mikroskop erscheint die Zellmembran bei den größeren Formen deutlich doppelt konturiert, was schon Cohn beobachtete, aber von Nägeli bestritten wurde. Hierdurch erweist sich die Membran als nach außen und innen mehr oder weniger scharf abgesetzt und nicht allmählich in eine andere Substanz übergehend. Daß sie namentlich vom Plasma scharf differenziert ist, läßt sich nicht allein meist deutlich beobachten, sondern wird auch besonders bei plasmolytischen Versuchen sofort erkennbar. Nicht so scharf ist sie nach außen begrenzt. Schon R. Koch (18) klagt darüber, daß es unmöglich sei, durch die Photographie scharf konturierte Bilder von Bakterien zu erhalten, und nimmt bei genauer mikroskopischer Beobachtung wahr, daß die Bakterien in der That gar keine scharfen Konturen haben. Bei flüchtiger Beobachtung wird dies auch bei den neueren, so außerordentlich verbesserten Systemen kaum jemandem auffallen, bei genauer Untersuchung ungefärbter wie gefärbter Präparate nimmt man aber wahr, daß der äußere Rand der Membran in eine dünnere, schwächer lichtbrechende Hülle übergeht, als wenn ihre äußerste Schicht infolge der Berührung mit Flüssigkeit verschleimte oder sich doch in einem gequollenen Zustande befände.

Eine solche zweite, allerdings sehr verschieden stark ausgebildete Hülle ist in der That bei allen Bakterien vorhanden, aber sie ist nicht ausschließlich durch eine Verschleimung oder Quellung der äußersten Schicht der festen Membran entstanden, sondern ist ein chemisch und physikalisch sich vollständig abweichend verhaltender Körper. Sie färbt sich z. B. im Gegensatz zu der festeren Membran nicht mit den gewöhnlichen zur Bakterienfärbung verwendeten Lösungen und ist ähnlich wie viele Pflanzenschleime überhaupt sehr schwer durch Färbung nachzuweisen. Sie besitzt auch meist ein nicht unbeträchtliches Quellungsvermögen, was der eigentlichen Membran fehlt; manchmal, wie bei Leuconostoc (Streptococcus mesenterioides, Tab. VI, Fig. 6), bei Micrococcus tetragenus (Tab. VI, Fig. 8), kann die Quellung ganz

enorme Dimensionen annehmen. Sie scheint hinsichtlich ihrer Zusammensetzung vollständig von der Beschaffenheit des Nährbodens abzuhängen und demnach auch eine sehr verschiedene Quellbarkeit zu besitzen. Denn bei demselben Organismus (Leuconostoc) erreicht diese gallertartige Hülle in Zuckerlösungen einen Durchmesser, der denjenigen der Zelle selbst bis um das 20fache übertrifft, während sie bei Kulturen auf zuckerfreiem Agar kaum zu bemerken ist. Viele pathogene Bakterienarten, welche im tierischen Gewebe eine ausgesprochene, oft ziemlich starke Gallerthülle („Kapsel", Taf. VI, Fig. 8) besitzen, wie Micrococcus tetragenus, Bacterium pneumoniae, pneumonicum, rhinoscleromatis, anthracis, capsulatum etc., lassen, künstlichen Kulturen entnommen, keine solche Hülle mehr erkennen.

Auch die Bewegungsorgane, die Geißeln, gehen unmittelbar von dieser Hülle aus; man kann dies zuweilen an Präparaten erkennen, bei denen aus unbekannten Gründen die äußere Hülle beim Eintrocknen sich nicht eng um den Bakterienkörper gelegt hat, sondern, von diesem abstehend, an das Deckglas angetrocknet ist. Hier sieht man unzweifelhaft, daß die Geißeln an ihrer Basis direkt in die Hülle übergehen und gewissermaßen nur als Fortsätze derselben erscheinen. Ein Zusammenhang der Geißeln mit dem Zellinhalt oder auch nur mit dem festeren Teil der Zellmembran ist überhaupt in solchen Fällen nicht zu erkennen. Auch die Färbung dieser äußeren Hülle und der Geißeln stimmt überein, sowohl bei Anwendung der LÖFFLER'schen als der VAN ERMENGEM'schen Methode (Tab. II, Fig. 1).

Die Erscheinung, daß die äußere Hülle sich bei Geißelpräparaten zuweilen deutlich vom Bakterienkörper abhebt und in besonderer Weise gefärbt wird, ist nicht selten, und wiederholt beobachtet worden. ZETTNOW nimmt an, daß es sich um Individuen handelt, die bereits abgestorben oder dem Absterben nahe sind und sich in einem Zustande der Auflösung befinden. Er schreibt diese Erscheinung nicht der Präparation zu, weil er zwischen normalen Individuen solche mit abstehenden Hüllen gefunden habe und, wenn die Präparation die Ursache sei, alle Individuen diese Erscheinung zeigen müßten (36). Ich bin aber doch der Ansicht, daß es sich um eine Erscheinung handelt, die zu der Präparation in Beziehung steht, wenn ich auch eine sichere Erklärung für ihr Zustandekommen nicht geben kann. Von 10 Deckgläschen, die mit sehr beweglichen Zellen von Bacillus subtilis ausgestrichen waren, zeigten bei nachträglicher Geißelfärbung 2 fast ausschließlich Formen mit abstehender Hülle, in einem 3. fand ich unter Hunderten nur 4, und die übrigen 7 enthielten überhaupt keine. Die Gläschen waren rasch nacheinander innerhalb 20 Sekunden von der gleichen Verdünnung einer Agarkultur ausgestrichen worden. Es ist also unmöglich, daß die Zellen auf den 2 Deckgläschen, die weder die zuerst, noch die zuletzt ausgestrichenen waren, bereits in Auflösung begriffen waren, während sie sich auf den anderen vollkommen normal verhielten. Ich erkläre mir diese Erscheinung, die ich wiederholt außer bei Bacillus subtilis auch noch bei Bacillus vulgatus, Bacillus vulgaris (Proteus), Bacillus oxalaticus, B. Megatherium, Spirillum Undula u. a. beobachtet habe, so, daß die Zellhülle sich gewöhnlich beim Eintrocknen um die Zelle selbst zurückzieht und bei ihrem außerordentlichen Wasserreichtum im getrockneten Zustand eine so dünne Schicht um die festere Zellmembran bildet, daß sie nicht wahrgenommen wird. Manchmal trocknet sie aber, ohne sich

an den Zellleib zurückzuziehen, direkt an das Gläschen in ihrer ursprünglichen Ausdehnung an, vielleicht weil sie bei nicht völliger Ebenheit oder Reinheit dem Deckgläschen fester anhaftet. Dies würde erklären, weshalb man so häufig nur auf einzelnen Deckgläschen derartige Zellen mit Hüllen erhält, während die anderen gleichzeitig ausgestrichenen solche Hüllen nicht zeigen. Man findet auch solche Bakterien mit Hüllen weit öfter am Rande des Deckgläschens, der beim Putzen desselben weniger leicht zu reinigen ist als in der Mitte.

Die Kapselbildung ist neuerdings von Babes (1) nach verschiedenen Richtungen hin einer Untersuchung unterzogen worden. Er kommt zu dem Resultat, „daß die Bildung von metachromatischen Körperchen, von Sporen, von Zweigen, von Knospen- und Kapselbildung, oder besser gesagt, von bedeutender Schwellung derselben. von ähnlichen Bedingungen abhängt, namentlich gern an den Enden der Bakterien bei langsamem Wachstum und unter wenig günstigen Lebensbedingungen eintritt, indem offenbar ein notwendiger Zusammenhang zwischen diesen Bildungen besteht".

Mir erscheint ein Zusammenhang dieser Bildungen doch sehr fraglich. Die von Babes als metachromatische Körperchen bezeichneten Bestandteile haben jedenfalls mit der Kapselbildung nichts zu thun, und ebensowenig steht die Sporenbildung damit in irgend welchem Zusammenhange. Mit Recht nimmt Babes für alle Bakterien eine äußere homogene, gewöhnlich nicht färbbare Schicht an, daß sie aber mitunter sich gleichzeitig mit dem Bacterium färbt und deshalb nicht sichtbar ist, ist darauf, wie erwähnt, zurückzuführen, daß diese sehr wasserreiche Hülle beim Eintrocknen auf dem Deckgläschen zu minimaler Dicke zusammenschrumpft. Es giebt wohl auch Fälle, in denen diese äußere Schicht aus unbekannten Ursachen vollständig zerfließt oder verschleimt und sich dann, wie häufig in Geißelpräparaten, als ein schwach gefärbter, sich verlierender Saum um die Zelle bemerkbar macht. Wahrscheinlich wird auch die äußere, stark gequollene Hülle noch durch eine wasserärmere Schicht gegen die umgebende Flüssigkeit abgegrenzt, wie dies wenigstens bei den Kapselbakterien (B. pneumoniae, pneumonicum, capsulatum) in Präparaten aus Gewebssäften aus der stärkeren Färbung des Randes der Kapsel geschlossen werden kann. Ist diese Schicht so widerstandsfähig, gallertartig oder mehr knorpelig, daß sie beim Eintrocknen nicht zusammenfällt, so kann, wie bei den erwähnten Arten, die Kapsel sehr deutlich erhalten bleiben.

Noch deutlicher ist dieses Verhalten bei einer von Cohn als Myconostoc beschriebenen Bakterienart. Hier werden die Zellen einer Familie in eine gemeinschaftliche Gallertkapsel eingeschlossen, deren äußere Grenzschicht deutlich härter und fester ist und sich auch stärker färbt als die inneren Teile der Gallertkapsel. Aber auch hier kommt es später zu einer Verschleimung und Auflösung der Kapsel, und die gewundenen Stäbchen werden frei. Auch Babes beschreibt und bildet Bakterien ab, die von einer gemeinschaftlichen Kapsel umgeben sind (l. c. Fig. 13). Indessen führt dieser Autor die Kapselbildung auf ungünstige Ernährungsverhältnisse zurück, was sicher in den meisten Fällen nicht richtig ist. Bei Streptococcus mesenterioides (Leuconostoc) bilden sich die Kapseln oder Gallerthüllen nur bei dem außerordentlich regen und mit außergewöhnlich lebhafter Gärthätigkeit verbundenen Wachstum auf zuckerhaltigem Nährboden; bei Bac-

terium anthracis außer im Tierkörper auch bei dem sehr üppigen Wachstum desselben auf ungekochter Milz im Brutschrank, und hier mit einer Regelmäßigkeit und Schönheit, wie selten im Tierkörper. Aehnlich verhalten sich viele andere Arten.

Hiernach scheint die Kapselbildung durchaus nicht eine Folge ungünstiger Lebensbedingungen zu sein, sondern nur eine einfache Reaktion der Zelle auf gewisse äußere Einwirkungen, die durchaus nicht zu den für die Zelle ungünstigen zu gehören brauchen. Daß übrigens die Einwirkungen für die einzelnen Arten verschiedene sein können, um zur Kapselbildung zu führen, ist schon daraus zu ersehen, daß bei dem Froschlaichpilz vergärbarer Zucker, bei anderen Arten die Säfte des lebenden tierischen Gewebes dazu führen.

Als eine Kapselbildung wird von Babes auch die Entstehung der Kolben von Actinomyces (1) aufgefaßt. Nach ihm bilden sie gewissermaßen eine Art Schutzscheide für die Fadenenden, an denen sich Sporen entwickeln sollen. Es mag hier beiläufig erwähnt werden, daß die Sporennatur der am Ende der Fäden liegenden elliptischen Körperchen in keiner Weise sichergestellt ist; das einzige sichere Kriterium der Sporennatur, wie immer wieder betont werden muß, ist die Keimung, und diese ist bei den fraglichen Elementen nicht beobachtet worden, auch von Boström nicht (3). Ich habe bei Actinomyces ganz ähnliche Bildungen erhalten, wie sie Babes beschreibt und abbildet, sowohl in sehr dünnen Schnittpräparaten als in Deckglaspräparaten, welche zerdrückte Actinomycesdrusen enthielten, aber stets nur bei Methoden (wie die Gram'sche Färbung), welche einen sehr gewaltsamen Eingriff in die Organisation der zarten Fäden mit sich brachten. An lebenden, dem Tierkörper entstammenden Kolben des Actinomyces sind derartige, von einer Kapsel umgebene Fadenenden, auch unter den günstigsten Verhältnissen, nicht zu beobachten, dagegen kann man sehr wohl beobachten, wie sich unter dem Einfluß des Alkohols oder anderer wasserentziehender Mittel das Protoplasma von den Wänden des Kolbens zurückzieht und einen centralen Strang in demselben bildet, der dann wahrscheinlich zu der Annahme Veranlassung gegeben hat, daß er der eigentliche Actinomycesfaden sei, der von einer kolbig angeschwollenen Kappe umhüllt werde. Nach meiner Auffassung sind die Kolben bei Actinomyces wirkliche Anschwellungen des Fadenendes und keine Kapselbildungen.

Die Löffler'sche Geißelfärbung hat bekanntlich die Eigentümlichkeit, die gefärbten Bakterien viel dicker erscheinen zu lassen, als andere gewöhnliche Färbungsmethoden. Dies wird von den meisten Autoren, auch von Babes darauf zurückgeführt, daß bei der Geißelfärbung die äußere Hülle mitgefärbt wird. Dies ist aber nicht die alleinige Ursache, sondern die Verdickung ist durch eine infolge der Beizung eintretende sehr starke Quellung des ganzen Bakterienleibes jedenfalls in noch höherem Grade herbeigeführt. Davon kann man sich leicht überzeugen, wenn man die gebeizten, aber noch nicht gefärbten Bakterien betrachtet; dieselben zeigen sehr deutlich die einzelnen stark gequollenen Teile des Bakterienkörpers, auch der Zellinhalt ist weit dicker geworden. Daß natürlich auch der gefärbten äußeren Hülle ein Teil der Verdickung zuzuschreiben ist, ist selbstverständlich.

Wie bereits erwähnt, zieht sich die äußere Hülle beim Eintrocknen der Flüssigkeit auf dem Deckgläschen um den Bakterienkörper meist

zu einem dünnen, nicht mehr von der eigentlichen Membran unterscheidbaren Häutchen zusammen. Sie färbt sich in diesem wesentlich wasserärmeren Zustande vielleicht oder sogar wahrscheinlich ebenso intensiv wie die Zellmembran selbst und ist deshalb voraussichtlich nicht als gesondertes Häutchen zu erkennen, während sie, in ihrer ursprünglichen Ausdehnung dem Deckgläschen angetrocknet, wegen der außerordentlich dünnen Schicht, die sie dann bildet, die Färbung nur in geringem Grade annimmt. Man kann dieses Verhalten unter günstigen Verhältnissen zuweilen an ein und demselben Deckgläschen (Geißelfärbung!) beobachten. Man findet dann Bakterien, deren Hüllen ganz verschiedenen Durchmesser besitzen, und je weiter die Hülle, desto schwächer ist sie auch regelmäßig gefärbt, je enger, je mehr sich also die Substanz durch Verdunstung verdichtet hat, desto intensiver hat sie den Farbstoff angenommen.

Was in Deckglaspräparaten von Gewebssäften mit sogen. Kapselbacillen als Kapsel oder Hülle bezeichnet wird, ist gewöhnlich gar nicht mehr die eigentliche Hülle selbst, sondern nur der leere Raum ohne färbbare Schicht, welcher nach dem Eintrocknen der Hülle zurückbleibt (Taf. IV, Fig. 5). Denn der bis an die Hülle des Bacteriums heranreichende Gewebssaft trocknet zuerst ein, die Hülle selbst setzt jedenfalls, wie alle quellbaren Körper, der Verdunstung mehr Widerstand entgegen und zieht sich beim Eintrocknen meist allmählich um den Zellleib zurück, so daß zwischen der färbbaren Schicht des eingetrockneten Gewebssaftes und dem Bacterium schließlich eine Zone ohne färbbare Substanz bleibt. Dies ist beispielsweise sehr häufig beim Milzbrandbacillus (vergl. Taf. IV, Fig. 5 und 6 und Erklärung) der Fall. Bei anderen Arten, z. B. bei dem Bacterium capsulatum (Pfeiffer), ist umgekehrt die Hülle meist noch wirklich vorhanden und läßt sich auch durch besondere Färbemethoden noch nachweisen. Die besten Resultate erhält man wohl mit der von Ribbert angegebenen Methode [1]).

Eine äußere Hülle anderer Art wird von vielen Bakterien ausgeschieden, indem sich um die Zellen häufig Schleimschichten in formlosen Massen ansammeln, die aber jedenfalls an dem Leben der Zelle nicht mehr teilnehmen und überhaupt nur als Sekrete aufzufassen sind. Sie stehen offenbar gar nicht mehr in organischem Zusammenhang mit den lebenden Bakterienzellen. Derartige Schleimproduktion ist zwar nicht selten (z. B. auch das Schleimigwerden organischer Flüssigkeiten durch Bakterien ist wenigstens teilweise hierherzurechnen, ferner die auffallende schleimig-fadenziehende Beschaffenheit mancher Kulturen gewisser Arten auf Agar etc.), aber verhältnismäßig wenig untersucht.

---

1) Ribbert in Deutsch. med. Wochenschr. 1885 p. 136. Seine Methode ist folgende: 100 Wasser, 50 Alkohol, $12^1/_2$ Eisessig werden in der Wärme mit Dahlia gesättigt und die Deckglaspräparate nur einen Moment in die Farbstofflösung getaucht, dann sofort mit Wasser abgespült. Wird zu lange gefärbt, so sind die Zellen und die Kapsel gleich stark gefärbt; ist die Färbung richtig, so müssen die Zellen dunkel, die Kapsel nur sehr schwach, aber deutlich gefärbt sein. — Auch durch Erwärmen der Deckgläschen in Millon'schem Reagens läßt sich die Kapsel (blaßrosa) oft sichtbar machen.

Schließlich sind hierher noch die Scheidenbildungen zu rechnen, welche namentlich bei einigen der am höchsten entwickelten Bakterien in ausgeprägter Form auftreten. Auch die Scheiden sind wohl ursprünglich nur die äußere Hülle der Zellen, wie sie auch bei den nicht scheidenbildenden Bakterien allgemein auftritt. Aber sie wird schließlich zu einem besonderen, von jener Hülle gänzlich verschiedenen Organ, welches in dieser Form nur einer beschränkten Gruppe von Bakterien zukommt. Diese Scheide ist weit weniger quellbar, und wenn sie auch bisweilen fast ebenso breit wird wie die Zelle selbst, so erreicht sie doch niemals so auffallende Dimensionen wie die Gallerthüllen mancher scheidenloser Bakterienarten. Sie ist aber auch viel widerstandsfähiger, sie trocknet nicht um den Bakterienleib bei Deckglaspräparaten zusammen und bleibt oft (Cladothrix dichotoma, Taf. VI, Fig. 4) noch bestehen, wenn die ursprünglich von ihr eingeschlossenen Zellen schon längst aus ihr verschwunden sind. Allmählich löst sie sich wohl auch auf, aber das kann tage- oder selbst wochenlang dauern, bis es dazu kommt. Bei manchen Arten muß die Scheide außerordentlich widerstandsfähig sein. Bei der Pseudoverzweigung von Cladothrix dichotoma wird sie zwar regelmäßig durchbrochen, nicht aber bei Cladothrix (Sphaerotilus) natans. Hier kommt es sehr häufig dazu, daß das Stäbchen, welches zur Zweigbildung berufen ist, die Hülle nicht durchstoßen kann, sondern neben dem anderen Faden in der alten Hülle weiterwächst und zunächst auch keine eigene Scheide bildet. Jedenfalls besitzt aber die Scheide ein großes Dehnungsvermögen, denn sie umschließt zuweilen eine ganze Anzahl solcher scheidenloser Fäden. Ob diese von einer gemeinschaftlichen Scheide umgebenen Fäden wirklich keine eigene Scheide bilden, oder ob die letztere bei ihnen nur so zart ist, daß sie zu schwer erkennbar wird, ist schwer zu entscheiden. Jedenfalls zeigen die jungen Fäden, wo sie aus der Mutterscheide hervortreten, auch sehr bald eine eigene Scheide. Uebrigens kommen gerade hinsichtlich der Scheidenbildung bei Cladothrix natans große Verschiedenheiten vor, die jedenfalls zumeist auf die Art der Ernährung zurückzuführen sind. Man findet sie, namentlich in Abwässern, die reich an Eiweißkörpern sind, oft in einer Form, die sehr selten mehr als einen Zellfaden in einer Scheide zeigt.

Wenn man die eigentliche Zellmembran der Bakterien als einen noch aktiv am Leben der Zelle beteiligten Teil ansieht, so entspricht die Scheide in ihren Beziehungen zum lebenden Teil der Zelle mehr der Zellmembran höherer Pflanzen; sie wird wahrscheinlich noch bis zu einem gewissen Grade von der Zelle aus ernährt und vor frühzeitigem Zerfall bewahrt, nimmt aber an den Lebensfunktionen der Zelle nur passiven Anteil. Durch diese Rolle, welche die Scheide bei den Bakterien spielt, ist es vielleicht auch zu erklären, daß über die Eisenoxydhydrat-Ablagerungen in den Scheiden verschiedener Chlamydobakterien so verschiedene Ansichten geäußert worden sind. Cohn (6) fand namentlich bei Crenothrix polyspora, daß die jungen Scheiden farblos, die älteren mit Eisenoxydhydrat gelb bis braun gefärbt sind, und schloß daraus, daß der Ocker infolge von Vegetationsthätigkeit der Zellen in der Scheide abgelagert wird. Zopf (37, 38) dagegen nimmt an, daß es sich hier um einen rein mechanischen Vorgang der Einlagerung von Eisenocker handelt, weil auch ältere farblose Scheiden bei dieser Art sowie bei Cladothrix dichotoma sich

noch nachträglich färben können, wenn auch längst keine lebenskräftigen Zellen mehr in ihnen enthalten seien. WINOGRADSKY (32) endlich schließt sich wieder der COHN'schen Erklärung an, daß die Ablagerung von Eisenoxydhydrat nur unter Vermittelung der lebenden Zellen vor sich gehe. In der That scheint dies die Regel zu sein, aber ebenso zweifellos kommt aus irgend welchen Ursachen zuweilen auch noch eine geringe Eisenoxydhydrat-Ablagerung noch nachträglich in ungefärbten Scheiden zustande, wenn diese keine lebenden Zellen mehr enthalten. Ich habe mich selbst davon mehrfach überzeugt und möchte hier noch anführen, daß sich die Gallertstielchen von Anthophysa vegetans, denen doch zweifellos keine aktiven Lebenskräfte mehr innewohnen, in ganz derselben Weise und meist sehr reichlich mit Eisenocker beladen. Vielleicht ist es möglich, daß die organische Substanz der Scheiden zuweilen doch noch eine oxydierende Thätigkeit auf das gelöste Eisenoxydul des Wassers ausübt; die nachträgliche Einlagerung von Eisenoxydhydrat ist jedenfalls eine Thatsache, die sich nicht bestreiten läßt und die in diesem Falle nicht von dem Vorhandensein lebender Zellen abhängt.

Einseitige Absonderung von Schleim oder Gallertmassen kommen bei einigen seltenen Bakterienarten vor, so bei Newskia ramosa FAMINTZIN, einer vielleicht gar nicht zu den Bakterien gehörigen Form (10), und bei einem von KOCH und HOSÄUS aus dem Froschlaich der Zuckerfabriken isolierten Organismus, Bacterium pediculatum (17). Auch MARSHALL WARD's Bacterium vermiforme (31) scheint zuweilen einseitig Schleim abzusondern.

b) Chemische Beschaffenheit der Zellmembran.

Ueber die chemische Beschaffenheit der Bakterienmembran ist noch wenig bekannt, doch dürfte im allgemeinen aus den bisherigen Forschungsergebnissen hervorgehen, daß sie nach Arten und Nährböden verschiedene Zusammensetzung besitzt.

Am häufigsten ist wohl Sarcina ventriculi auf die Beschaffenheit der Zellmembran untersucht worden. Während aber HASSE, VIRCHOW, FRERICHS und SCHLOSSBERGER (conf. FALKENHEIM) bei ihren Versuchen, eine Cellulosemembran nachzuweisen, keinen Erfolg hatten, glaubt POKELS (23) eine solche annehmen zu können, und SURINGAR (25) giebt mit aller Bestimmtheit an, daß er die Cellulosereaktion beobachtet habe. Die Annahme HALLIER's (13), daß sie ähnlich den Diatomeen eine Kieselmembran ausscheide, wurde von SURINGAR widerlegt. Die späteren Forscher, auch ZOPF (39) und DE BARY (2) geben stets das Vorhandensein einer Cellulosemembran für Sarcina ventriculi an. Auch Sarcina aurea MACÉ soll Cellulosereaktion zeigen. GRUBER (12) konnte bei keiner der von ihm untersuchten und beschriebenen Sarcina-Arten Cellulose nachweisen, auch bei Sarcina ventriculi nicht.

Ich selbst habe die von GRUBER beschriebenen Arten nachgeprüft und fand ebenfalls niemals Cellulosereaktion. Bei Sarcina ventriculi konnte ich 2 mal Cellulosereaktion nachweisen, 3 mal dagegen gelang mir dies in keiner Weise, und obgleich alle 5 Fälle sich auf Untersuchungen von erbrochenem Mageninhalt bezogen, in welchem sich die Sarcina in großer Menge und in ganz typischen Paketen vorfand, glaubte ich doch anfangs, zwei verschiedene Arten vor mir zu haben. Es gelang mir wiederholt, Sarcina ventriculi aus dem Er-

brochenen zu züchten, und in einem Falle, wo sie sich in außerordentlich zahlreichen Kolonien entwickelt hatte, gab sie in dem Erbrochenen deutlich die Cellulosereaktion, Material aus den Kulturen dagegen wurde mit Chlorzinkjod gelb, mit Jod und Schwefelsäure bräunlich. Kultiviert man sie dagegen in neutralem Stärkekleister, so färben sich die Zellen, auch wenn keine Spur des Stärkekleisters anhaftet, mit Jod und Schwefelsäure blau. Ich habe die Versuche nicht weiter fortgesetzt, glaube aber hieraus schon schließen zu dürfen, daß sich die chemische Beschaffenheit der Membran bei dieser Art ändert, wenn der Nährboden eine andere Zusammensetzung zeigt. Ob es sich übrigens bei Sarcina ventriculi um echte Cellulose handelt oder um irgend einen andern die Cellulosereaktion gebenden Körper, ist zunächst noch sehr fraglich und durch die Untersuchungen Winterstein's neuerdings zweifelhaft geworden.

Die chemische Beschaffenheit der Zellmembran bei Bakterien ist wiederholt Gegenstand der Untersuchung gewesen: sehr oft handelte es sich dabei aber um Bakteriengemenge und nicht um eine einheitliche Art. Für Bacterium aceti geben beispielsweise Nägeli und Loew (20) 98,3 Proz. Wasser und 1,7 Proz. Trockensubstanz an; die letztere enthielt 3,37 Proz. Asche und 1,82 Proz. Stickstoff. Daraus zieht Nägeli den Schluß, daß neben dem eiweißhaltigen Zellinhalt noch etwa 84 Proz. aschefreie Cellulose vorhanden seien. Ebenso soll auch Leuconostoc ein Kohlehydrat in großen Mengen enthalten.

Für die Fäulnisbakterien wiesen Nencki und Schaffer nach (22), daß sie zum weitaus größten Teil aus Proteinstoffen (Mycoprotein) bestehen, daß aber nach Bestimmung dieser, der Fettstoffe und Aschebestandteile noch ein unbestimmter Rest bleibt, der von den Autoren der Hauptsache nach als Cellulose gedeutet wird. Die Zusammensetzung der Bakterien stellt sich hiernach folgendermaßen:

	I. Reife Zoogloeamasse	II. Zoogloeamasse und Bakterien	III. Reife Bakterien
Eiweiß	85,76	87,46	84,20
Fett	7,69	6,41	6,04
Asche	4,20	3,04	4,72
Nicht bestimmter Rest	2,15	3,09	5,04

Bei den reifen, d. h. den auf der Höhe der Entwickelung stehenden Bakterien, ist also der Gehalt an Cellulose nach Nencki und Schaffer am größten.

Vincenzi (29) stellte an großen Mengen von Bacillus subtilis fest, daß diese Art keine Spur von Cellulose enthält, daß jedoch der Stickstoffgehalt meist ein hoher, aber erheblich schwankender sei (5,34—11,15 Proz.). Dagegen fand Brown (12) für sein Bacterium xylinum, ein Essigferment, daß dessen Membran aus Cellulose besteht. Dieselbe soll durch Schwefelsäure in eine rechts drehende, alkalische Kupferlösung ebenso stark wie Traubenzucker reduzierende Zuckerart übergeführt werden, die nach Brown Dextrose sein soll. Ebenso will Bovet (4) bei den Bakterien des Erythema nodosum Cellulose gefunden haben und A. Hammerschlag (14) in Kulturen von Tuberkelbacillen, doch sind die Resultate beider nicht ganz einwandsfrei. Auch Hoffmeister [1]) fand bei einem nicht näher bestimmten Bacillus Cellulose.

1) Hoffmeister, W., Die Rohfaser und ihre Formen. Landwirtsch. Jahrbücher 1888, p. 239.

In einer interessanten Arbeit veröffentlicht DREYFUSS (9) seine Untersuchungen über das Vorkommen von Cellulose bei Bakterien. Er züchtete Bacillus subtilis in einer Nährlösung, welche 10 g Pepton, etwas Kaliumphosphat und Magnesiumsulfat auf 1 l Wasser enthielt. Er konnte von der mit konzentriertem Alkali auf 180° erhitzten Masse einen ungelösten Rest erhalten, der in konzentrierter Schwefelsäure gelöst werden konnte. Es gelang, wenn auch in geringem Maße, mit der schließlich erhaltenen Flüssigkeit alkalische Kupferlösung zu reduzieren, wodurch der Nachweis von in Zucker übergeführter Cellulose erbracht wurde. Die Phenylhydrazinprobe ergab kleine Glucosazonkrystalle. Das gleiche Resultat erhielt DREYFUSS mit einem aus pyelonephritischem Harn gezüchteten Micrococcus, und ebenso konnte er Cellulose in den verkästen tuberkulösen Lymphdrüsen nachweisen, wo er ihr Vorhandensein auf die Tuberkelbacillen zurückführen will. Er stellt die in den Bakterien gefundene Cellulose zu den echten Cellulosen, die sich im Gegensatz zu den Hemicellulosen in verdünnten Säuren nicht lösen. Außer bei Bacterium fand DREYFUSS die Cellulose noch bei einer Polyporusart, bei Agaricus campestris und bei Aspergillus glaucus.

Nach den Untersuchungen WINTERSTEIN's (34), die sich leider aber nicht auf Bakterien beziehen, sondern nur auf echte Pilze, scheint die sogenannte Pilzcellulose doch ein wesentlich von der eigentlichen Cellulose verschiedener Körper zu sein, da der Verf. es sehr wahrscheinlich macht, daß auch Stickstoff in ihr chemisch gebunden ist. Damit würde die Pilzcellulose aus der Gruppe der eigentlichen Kohlehydrate überhaupt ausscheiden. Es ist nun nicht unmöglich, daß die Bakterienmembran eine ähnliche Zusammensetzung zeigt wie die Pilzmembran, und daß die voneinander so abweichenden Resultate wesentlich auf die Untersuchungsmethoden zurückzuführen sind. Es ist deshalb notwendig, daß die Untersuchung der Bakterienmembran von diesem neuen Gesichtspunkt aus zu beginnen hat.

Nach neueren Untersuchungen WINTERSTEIN's (35) handelt es sich bei der Pilzmembran um Chitin; vielleicht ist auch die Bakterienmembran, wenigstens teilweise, aus Chitin gebildet. NISHIMURA (28) hatte nämlich für ein von RUBNER aus Marburger Wässern gezüchtetes Bacterium Resultate erhalten, die sich sehr gut mit den WINTERSTEIN'schen decken würden; auch er fand einen Körper, der nur sehr schwer und unter großen Substanzverlusten von Stickstoff zu befreien war und den er den Hemicellulosen zurechnet. Daß geringe Mengen verschiedener Kohlehydrate sich in den Bakterienmembranen finden, ist sehr wahrscheinlich, der große Substanzverlust macht es aber ebenso wahrscheinlich, daß die Hauptmasse der Bakterienmembran aus anderen Stoffen gebildet ist.

Bei Leuconostoc mesenterioides besteht die stark quellende Gallertmembran nach SCHEIBLER (24), dem sich auch DURIN (nach VAN TIEGHEM), DÄUMICHEN (8) und WINTER (33) anschließen, aus einem gummiartigen Kohlehydrat, dem Dextran, welches jedoch nur in zuckerhaltigen Lösungen gebildet wird (LIESENBERG und ZOPF, 19), in zuckerfreien Nährböden dagegen fehlt. Schon hierdurch wird es sehr wahrscheinlich gemacht, daß die chemische Beschaffenheit der Bakterienmembran von der Zusammensetzung des Nährbodens in hohem Grade abhängig ist. Auch die Arbeit von CRAMER (7) läßt darüber kaum einen Zweifel, wenn sich dieselbe auch nicht auf die

Membran, sondern auf den ganzen Zellleib der Bakterien bezieht. Ebenfalls aus Dextran besteht nach KRAMER (18a) die schleimige Hülle von Bacillus viscosus sacchari. Bei Spirillum amyliferum ist es nicht die Membran, sondern der Inhalt, welcher sich nach VAN TIEGHEM (27, p. 68) mit Jod blau färbt, ebenso bei Bacillus amylobacter. Bei Bact. Pasteurianum konnte dagegen HANSEN (15) nachweisen, daß sich insbesondere die von der Membran ausgehende Schleimbildung blau färbt, daß also hier die Membran selbst ein Kohlehydrat enthält; ob sich auch der Zellinhalt mit Jod blau färbt, konnte HANSEN nicht ermitteln. Auf dieser chemischen Reaktion der Zellmembran beruht übrigens der einzige Unterschied gegenüber Bact. aceti, abgesehen von dem Aussehen der Kulturen und einigen physiologischen Differenzen untergeordneter Natur.

Vereinzelt sind noch hin und wieder Angaben über Blaufärbung von Bakterien durch Jod in der Litteratur gemacht, doch tragen dieselben einen so fragmentarischen Charakter, daß sie übergangen werden können.

Dafür aber, daß die Bakterienmembran Eiweißkörper enthält oder in vielen Fällen sogar überwiegend aus solchen besteht, liegen zahlreiche Beweise vor, ganz abgesehen von den oben angeführten chemischen Daten. Die Bakterienmembran verhält sich gegenüber Anilinfarben in jeder Hinsicht wie Eiweißkörper, sie färbt sich sogar in der Regel etwas intensiver als der Zellinhalt und stimmt in der Intensität der Färbung mit den im Inhalt älterer Bakterienzellen auftretenden kleinen Körnchen überein. Man kann dies sehr leicht an jedem beliebigen Bacterium beobachten, wenn man stark verdünnte Anilinfarbstofflösungen einwirken läßt. Ebenso ist die Membran der meisten Bakterien in Kupferoxydammoniak nicht löslich, sie nimmt in dicken Schichten mit dem MILLON'schen Reagens eine deutliche Rotfärbung an, welche allerdings an einzelnen Zellen, wegen der Zartheit der Wandung, nicht gut wahrzunehmen ist, aber immer auch dann noch auftritt, wenn der in Kalilauge leichter lösliche Zellinhalt vollkommen zerstört ist. In Pepsin- und Trypsinlösungen ist die Zellmembran unlöslich; sie scheint auch nach längerer Zeit kaum merklich von ihnen angegriffen zu werden. Weitere Einzelheiten über die Natur der die Bakterienmembran bildenden Eiweißkörper sind nicht bekannt. Die MILLON'sche Reaktion gelang übrigens auch SURINGAR bei Sarcina ventriculi (25, 26).

Zu erwähnen ist schließlich noch, daß HALLIER (13) für Sarcina ventriculi ein ähnliches Kieselskelett annahm, wie es bei den Diatomeen vorkommt. Auch GOODSIR hatte dies vermutet, aber die Prüfung fiel negativ aus. LEBERT (cit. bei SURINGAR 25, 26), der diese Ansicht ebenfalls hegte, scheint keine diesbezüglichen Versuche angestellt zu haben. Es gelang SURINGAR mit leichter Mühe, nachzuweisen, daß von einem Kieselskelett bei Sarcina nicht die Rede ist.

Unsere gegenwärtigen Kenntnisse von der chemischen Beschaffenheit der Zellmembran der Bakterien lassen sich schließlich dahin zusammenfassen, daß sie in den meisten Fällen vorwiegend aus Eiweißkörpern besteht, denen aber unter Umständen und vielleicht in Abhängigkeit vom Nährboden zuweilen sogar überwiegende Mengen eines Kohlehydrates von nicht näher bekannter Beschaffenheit eingelagert sein können. Vielleicht werden sogar in einigen wenigen Fällen die Eiweißstoffe in der Membran nahezu vollständig verdrängt.

Die Natur des Kohlehydrates ist nicht immer die gleiche; bei Sarcina ventriculi scheint echte Cellulose vorzukommen, bei anderen Bakterien Kohlehydrate, welche in ihren Reaktionen der Granulose näher stehen. Möglicherweise aber sind auch die mit Jod oder mit Jod und Schwefelsäure sich blau färbenden Körper bei den Bakterien überhaupt gar keine echten Kohlehydrate.

Schließlich mag noch erwähnt werden, daß NÄGELI (21) die Ansicht hegte, daß die Bakterienfarbstoffe ihren Sitz in der Membran haben, während es nach DE BARY noch nicht feststeht, ob sie ausschließlich der Membran oder auch dem Plasma zukommen (2). Bezüglich des Bacteriopurpurins ist es bereits längst erwiesen, daß es dem Zellinhalt angehört, ebenso wie der einigen Bakterien eigentümliche grüne Farbstoff. Hinsichtlich der anderen Farbstoffe kann jedoch hier auf das Kapitel Farbstoffbildung verwiesen werden; es ist nur nötig zu erwähnen, daß die Farbstoffe sich außerhalb der Zellen befinden und weder dem Zellinhalt noch der Membran angehören.

Litteratur.

1) **Babes, V.**, *Beobachtungen über die metachromatischen Körperchen, Sporenbildung, Verzweigung, Kolben- und Kapselbildung pathogener Bakterien, Zeitschr. f. Hygiene Bd. XX* (1895) *p.* 412.
2) **de Bary**, *Vorlesungen über Bakterien, II. Aufl.* 1887.
3) **Boström**, *Untersuchungen über die Aktinomykose des Menschen, Ziegler's Beiträge zur pathol. Anatomie IX* 1890.
4) **Bovet**, *Ueber die chemische Zusammensetzung der Bacillen des Erythema nodosum, Monatshefte f. Chemie Bd. IX p.* 1154.
5) **Brown**, *in Chemical Society* 1886 *I p.* 432 *und* 1887 *I p.* 643, *referiert in Ber. der Deutschen chem. Gesellsch. XIX p.* 463.
6) **Cohn, F.**, *Ueber den Brunnenfaden (Crenothrix polyspora), Beiträge zur Biologie der Pflanzen Bd. I Heft* 1, 1870.
7) **Cramer, E.**, *Die Zusammensetzung der Bakterien in ihrer Abhängigkeit von dem Nährmaterial, Habilitationsschrift München* 1892.
8) **Däumichen**, *Ueber das Vorkommen und die Entwickelung des Froschlaichpilzes bei der Osmose, Zeitschr. des Vereins für Rübenzuckerindustrie* 1890 *p.* 701—707.
9) **Dreyfuss, Isidor**, *Ueber das Vorkommen von Cellulose in Bacillen, Schimmel- u. anderen Pilzen, Zeitschr. f. physiolog. Chemie Bd. XVIII* 1894 *p.* 358.
10) **Famintzin**, *Eine neue Bakterienform, Newskia ramosa Mélanges biologiques* 1891.
11) **Fischer, Alfred**, *Die Plasmolyse der Bakterien, Berichte über die Verhandl. der Königl. Sächs. Gesellsch. der Wissensch., Math.-physik. Klasse I* 1891 *p.* 52.
12) **Gruber**, *Die Arten der Gattung Sarcina, Arbeiten aus dem bakter. Institut der Techn. Hochschule zu Karlsruhe Bd. I Heft* 3, 1895.
13) **Hallier, E.**, *Die pflanzlichen Parasiten des Menschen*, 1866 *und Botan. Ztg.* 1866.
14) **Hammerschlag, Albert**, *Bakteriologisch-chemische Untersuchungen der Tuberkelbacillen, Monatshefte f. Chemie Bd. X p.* 9—18.
15) **Hansen, E. Chr.**, *Mycoderma aceti et Mycoderma Pasteurianum nov. sp., Compt. rend. des Meddel. fra Carlsberg Laborat. Bd. I* 2, 1879.
16) **Hasse** *und* **Kölliker**, *Beobachtungen über die Sarcina ventriculi, Mitteil. der Züricher naturf. Gesellsch.* 1847.
17) **Koch, Alfred**, *und* **Hosäus, Hans**, *Ueber einen neuen Froschlaich der Zuckerfabriken, Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk. Bd. XVI* (1894) *p.* 225.
18) **Koch, Robert**, *in Beiträge zur Biologie der Pflanzen Bd. II* 1877.
18a) **Kramer**, *in Monatshefte f. Chemie Bd X p.* 467.
19) **Liesenberg** *und* **Zopf**, *Ueber den sogenannten Froschlaichpilz (Leuconostoc) der europäischen Rübenzucker- und javanischen Rohrzuckerfabriken, Zopf's Beiträge zur Physiologie und Morphologie niederer Organismen Heft* 1, 1892 *p.* 1.
20) **Nägeli**, *Ueber die chemische Zusammensetzung der Hefe, Sitzungsber. der Münchener Akad. Mai* 1878.
21) — — *Ernährung der niederen Pilze durch Kohlenstoff- und Stickstoffverbindungen p.* 20 *Anmerkung, in Untersuchungen über niedere Pilze*, 1882.

22) **Nencki** *und* **Schaffer**, *Ueber die chemische Zusammensetzung der Fäulnisbakterien, Beiträge zur Biologie der Bakterien von M. Nencki* 1880.
23) **Pockels**, *Nonnulla de Sarcina Goodsiri, Dissert.* 1848.
24) **Scheibler**, *Untersuchungen über die Natur der gallertigen Ausscheidung (sogen. Froschlaich), welche bei der Saftgewinnung aus Rüben beobachtet wird, Zeitschr. des Vereins für Rübenzuckerindustrie XI* (1874) *p.* 309—335.
25) **Suringar**, *La sarcine de l'estomac, Arch. Nèrland.* 1866 *p.* 209.
26) — — *Ein Wort über den Zellenbau von Sarcina, Bot. Ztg.* 1866.
27) **van Tieghem**, *Développement du Spirillum amiliferum, Bullet. d. Soc. botan. T. XXVI* (1879) *p.* 65.
28) **Toyosaku, Nishimura**, *Untersuchung über die chemische Zusammensetzung eines Wasserbacillus, Arch. f. Hygiene Bd. XVIII* 1893 *p.* 318.
29) **Vincenzi, L.**, *Sulla constitutione chimica del bacillus subtilis, Arch. p. l. scienze med. Vol. XI* 1887 *p.* 133—147.
30) *Virchow's Archiv an verschiedenen Stellen und* **Falkenheim**, *Ueber Sarcine in Archiv für exp. Pathol. u. Pharmak. Bd. XIX Heft* 4 *u.* 5, 1885.
31) **Ward, Marshall**, *The Ginger-Beer plant and the organisms composing it, Philos. Transact. Royal Soc. Lond. Vol. CLXXXIII* (1892).
32) **Winogradsky, S.**, *Ueber Eisenbakterien, Bot. Ztg.* 1888 *p.* 261.
33) **Winter**, *Untersuchungen über das Zuckerrohr, Dissert. Halle* 1891.
34) **Winterstein**, *Zur Kenntnis der in den Membranen der Pilze enthaltenen Bestandteile, Zeitschr. f. phys. Chemie Bd. XIX* 1894 *p.* 521.
35) — — *Zur Kenntnis der in den Membranen der Pilze enthaltenen Bestandteile, Zeitschr. f. phys. Chemie Bd. XXI* (1895) *p.* 134.
36) **Zettnow**, *Ueber den Bau der Bakterien, Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk. Bd. X* (1891) *p.* 689.
37) **Zopf**, *Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen über Crenothrix polyspora, Berlin* 1879.
38) — — *Zur Morphologie der Spaltpflanzen, Leipzig* 1882.
39) — — *Die Spaltpilze, III. Aufl. Breslau* 1885.

§ 2. Der Zellinhalt.

a) Die Beschaffenheit des Zellinhaltes bei den Cyanophyceen.

Bei der nahen Verwandtschaft, welche unzweifelhaft zwischen den Spaltalgen und den Bakterien besteht, lag es nahe, die Beschaffenheit des Zellinhaltes beider gemeinschaftlich zu untersuchen, und man glaubte die Frage nach dem Vorhandensein oder Fehlen des Zellkerns am besten bei den größeren und leichter zu untersuchenden Cyanophyceen lösen zu können. Von der bei diesen gewonnenen Kenntnis des Zellinhaltes ausgehend, hoffte man dann leichter die Verhältnisse bei den viel kleineren Bakterien erforschen zu können.

Durch diese Tendenz bei den Zellinhaltsuntersuchungen sind die Ergebnisse nicht unwesentlich beeinflußt worden; was man bei der einen Gruppe von Organismen wahrgenommen hatte, wollte man durchaus auch bei der anderen sehen. Die Folge davon war, daß eine Menge von Beobachtungen bei den Bakterien, um sie mit dem bei den Cyanophyceen Gesehenen in Uebereinstimmung zu bringen, irrige Deutungen erfuhren. Denn die Verhältnisse stimmen bei den beiden Gruppen durchaus nicht so überein, wie es nach den bisherigen Publikationen den Anschein hat. Es hat sich aber im Lauf dieser Untersuchungen eine solche Verquickung der Beobachtungen und Ergebnisse bei Spaltalgen und Bakterien eingestellt, daß eine Darstellung unserer gegenwärtigen Kenntnis von der Beschaffenheit der Cyanophyceenzelle der Behandlung des Zellinhaltes bei den Bakterien unbedingt vorausgehen muß, schon deshalb, weil sonst eine Anzahl irrtümlicher Anschauungen bezüglich des Centralkörpers bei den Bakterien nicht richtig zu stellen wären.

Die Angaben über das Vorkommen von Zellkernen bei den Cyanophyceen reichen sehr weit zurück, doch sind dieselben nur von geringem Werte, weil die Zellkernnatur der beobachteten Gebilde durchaus nicht festgestellt wurde und man gegenwärtig über die zellkernartigen Gebilde der Spaltalgen wesentlich andere Anschauungen hat. Die ziemlich umfangreiche ältere Litteratur, die bei ZACHARIAS (54) ausführlich zusammengestellt ist, kann deshalb hier übergangen werden. Erst diese Arbeit von ZACHARIAS liefert die Basis, auf welcher alle neueren Untersuchungen über diesen Gegenstand fußen, und die Ergebnisse derselben sind in allen wesentlichen Punkten bestätigt worden.

Nach seiner Darstellung, die sich auf Untersuchungen an Oscillaria, Nostoc, Cylindrospermum, Tolypothrix und Scytonema stützt, zeigt sich nur ein peripherer Teil des Zellinhaltes gefärbt, während der centrale Teil farblos erscheint. Nur der periphere Teil enthält „Körner"; er unterscheidet sich, abgesehen von dem Farbstoffgehalt, nicht von dem Zellprotoplasma höherer Pflanzen. Der centrale Teil zeigt gerüstartige oder granulierte Struktur und enthält keine in Aether, Alkohol, Schwefelkohlenstoff löslichen Stoffe, auch keine Gerbstoffe. Er ist teilweise in künstlichem Magensaft löslich, der ungelöst zurückbleibende Teil enthält eine oder zwei verschiedenartig reagierende Substanzen, von denen die eine fast immer vorhandene den Plastinen nahesteht, sich aber in mancher Hinsicht von dem im peripheren Plasma enthaltenen Plastin unterscheidet. Die zweite Substanz, „Centralsubstanz", steht nach ihren Reaktionen dem Kernnuklein anderer Organismen nahe. Manche Zellen enthalten in ihrem Centralteil Körper vom Aussehen der Nukleolen, welche kein Nuklein enthalten und auch in ihren Reaktionen nicht von denjenigen der Nukleolen höherer Pflanzen abweichen. Jedenfalls bestehen aber zwischen dem Centralteil der Cyanophyceenzelle und den Zellkernen höherer Pflanzen beträchtliche Verschiedenheiten, besonders darin, daß bei den ersteren der nukleinartige Körper unter Umständen ganz fehlen kann und namentlich gerade bei der Zellteilung zurücktritt. ZACHARIAS weist ferner darauf hin, daß der Mangel eines den Kerngerüsten anderer Organismen gleichartigen Gebildes bei den Cyanophyceen zusammentrifft mit dem Fehlen der geschlechtlichen Fortpflanzung, bei welcher dem Nukleingerüst der Zellkerne, wie man gegenwärtig mit Grund vermutet, eine wichtige Aufgabe zufällt.

Gegenüber diesen Angaben von ZACHARIAS behauptet DEINEGA (13) das Vorhandensein eines feinen, durchlöcherten oder bei Nostoc und Aphanizomenon grob-netzförmigen Chromatophors, während er das Vorkommen eines besonderen Centralteiles nicht annimmt. Aber ZACHARIAS (55) wies bald verschiedene Irrtümer in dieser Arbeit nach.

BÜTSCHLI kommt zu ähnlichen Resultaten wie ZACHARIAS; seine Untersuchungen (8), die an verschiedenen Oscillarien und einer Nostocartigen Cyanophycee, außerdem, wie später noch zu besprechen ist, auch an Bakterien ausgeführt wurden, ergaben einen differenzierten Centralkörper, den er als Zellkern auffaßt. Derselbe läßt sich, namentlich gut mit Hämatoxylin, intensiver färben als die Rindenschicht, zeigt außerdem ein stärker gefärbtes Gerüstwerk, in welchem mehr rotviolett gefärbte Körnchen eingelagert sind. Diese kommen ausnahmsweise auch in der peripheren Rindenschicht vor, können aber auch vollkommen fehlen. Rindenschicht und Centralkörper zeigen

einen „wabigen" Bau. Die „roten" Körnchen stehen den Chromatinkörnchen höherer Pflanzen nahe, sie wurden von BÜTSCHLI auch in tierischen Zellen (rote Blutkörperchen von Rana esculenta) und in Epidermiszellen höherer Pflanzen gefunden, sowie auch bei Diatomeen, Flagellaten, einer Fadenalge und einem Pilzmycel.

Gegen die ganze Auffassung von der Differenzierung eines besonderen Centralkörpers bei den Cyanophyceen, speciell gegen BÜTSCHLI, wendet sich FISCHER (19), indem er den Centralkörper nicht als Zellkern, sondern nur als das kontrahierte Plasma der Cyanophyceenzelle auffaßt; die feinwabige Rindenschicht kommt nach ihm dadurch zustande, daß das Plasma bei der Kontraktion mit einzelnen Fäden an der Membran haften bleibt und sich dann natürlich nur diese einzelnen Fäden färben. FISCHER giebt aber selbst zu, daß ihm von Cyanophyceen nicht besonders geeignetes Material zu Gebote stand, und hieraus sind wohl auch seine von den neueren Untersuchungen vollständig abweichenden Ergebnisse bezüglich des Centralkörpers zu erklären.

Außer diesen fast ausschließlich dem Centralkörper angehörenden, sich mit Hämatoxylin rotviolett färbenden Körnchen hatte BÜTSCHLI in der Rindenschicht von Oscillarien noch farblose, oft ziemlich große Körnchen wahrgenommen, welche wohl mit den von ZACHARIAS beobachteten identisch sein dürften, obgleich sie nach BÜTSCHLI's Angaben sich nicht mit Hämatoxylin, sondern nur mit Eosin färben. BÜTSCHLI glaubt nicht, daß sie aus einem Kohlehydrat bestehen. Zu erwähnen ist auch, daß eine Nachfärbung dieser Körner mit Eosin noch gelang, wenn der Centralkörper und dessen Körnchen mit Hämatoxylin gefärbt waren.

Eine weitgehende Differenzierung innerhalb der Cyanophyceenzelle nimmt HIERONYMUS (23) an. Nach ihm besteht die gefärbte Rindenschicht aus einer weniger lichtbrechenden Grundmasse, in welcher stark lichtbrechende chlorophyllgrüne Kugeln eingebettet sind. Der blaue Farbstoff soll im Zellsaft gelöst sein. Die grünen Grana liegen in Reihen angeordnet, bilden Fibrillen, welche gewöhnlich spiralig, seltener ringförmig parallel der Zellwand verlaufen, von dieser aber durch eine hyaline Protoplasmaschicht getrennt sind. Ein Wabenbau, wie ihn BÜTSCHLI beschreibt, ist nach HIERONYMUS sicher nicht vorhanden. Der Centralkörper besteht aus einem Fadenknäuel. Die Substanz des Fadens ist von dem übrigen Plasma schwer zu unterscheiden, doch ist der Verlauf des Fadens durch die überall in denselben eingebetteten stark lichtbrechenden Körnchen erkennbar, auch an ungefärbten Präparaten; bei der Färbung mit Hämatein-Ammoniak, Essigsäure, Karmin etc. färben sich besonders diese Körnchen, welche HIERONYMUS nach einem von BORZI zuerst verwendeten Wort Cyanophycinkörner nennt. Der Fadenknäuel des Centralkörpers löst oder wickelt sich häufig auf, und die Fadenenden oder Schlingen schieben sich zwischen die ebenfalls sich öfters lockernden Fibrillen der Rindenschicht ein; darauf führt HIERONYMUS die Angabe von ZACHARIAS zurück, daß die Körner nur der Rindenschicht angehören. Auch das Vorhandensein von zweierlei verschiedenen Körnern, von denen die einen der Rindenschicht, die anderen dem Centralkörper angehören und welche sich, wie BÜTSCHLI angiebt, Farbstoffen gegenüber verschieden verhalten, bestreitet HIERONYMUS. Nach ihm sind alle Körner auf den Centralkörper beschränkt, und

dieser selbst wird eben durch die in einen Faden eingebetteten Cyanophycinkörner gebildet. Diesem Centralkörper fehlt dann natürlich auch eine geschlossene Kernmembran, wie sie den Zellkernen höherer Organismen eigen ist. Die Cyanophycinkörner entsprechen, wenn sie auch aus anderer Substanz bestehen, den körnigen Bestandteilen der Kerne höherer Organismen und vertreten dieselben bei den Cyanophyceen.

Eine sehr abweichende Ansicht über den Bau der Cyanophyceenzelle hegt ZUKAL (58). Auch er ist der Ansicht, daß es nur eine Art von Körnern giebt, die er aber als hauptsächlich aus Chromatin und Nuklein zusammengesetzte Zellkerne betrachtet. Er sieht die periphere gefärbte Schicht als Chromatophor, den ungefärbten centralen Teil als Cytoplasma an, dem die Körner als Zellkerne eingelagert sind. Daß ZUKAL hier verschiedene Dinge zusammenwirft und dadurch zu irrigen Annahmen veranlaßt wird, wurde von ZACHARIAS (56) in seiner Kritik dieser und der Arbeit von HIERONYMUS bereits nachgewiesen.

Durch eine Arbeit von PALLA (36) werden wieder andere Ansichten vertreten. Auch er bezeichnet die gefärbte periphere Plasmaschicht als Chromatophor, von dem er annimmt, daß es aus einem mehr oder weniger feinen gefärbten Protoplasmanetz besteht (im Querschnitt gedacht), dessen Maschen mit Zellsaft erfüllt sind, und daß dem gefärbten Teil desselben ein wabiger Bau im Sinne BÜTSCHLI's zukommt. Die von HIERONYMUS angenommene Fibrillenstruktur des Chromatophors führt er auf dessen Wabenbau zurück, auch glaubt er die gefärbten Körnchen des Chromatophors stets „in der Nuance, wie sie einer innigen Vermengung des Chlorophyll- und Phycocyan-Farbstoffes entspricht", gesehen zu haben. Nach seinen Beobachtungen liegen die „Körner" stets außerhalb des Centralkörpers; er unterscheidet zwei Arten von Körnern: die Schleimkugeln (SCHMITZ, 39), welche mit den „roten" Körnchen BÜTSCHLI's und der Centralsubstanz ZACHARIAS' identisch sind, und die Cyanophycinkörner. Diese bestehen aus einer festen Substanz, werden von 0,3-proz. Salzsäure leicht gelöst, lassen sich bei der Lebendfärbung durch Methylenblau nicht färben und nehmen mit Hämatoxylin langsam eine rein blaue Farbe an. Die Schleimkugeln dagegen besitzen scheinbar zähflüssige Konsistenz, lassen sich in 0,3-proz. Salzsäure nicht lösen, speichern bei Lebendfärbung Methylenblau und färben sich mit Hämatoxylin rotviolett. Außer diesen Inhaltsbestandteilen kommt der Cyanophyceenzelle noch ein, längeren Zellen sogar unter Umständen zwei oder mehrere Centralkörper zu. Dieser Centralkörper ist ungefärbt, oft von einer zarten, aber deutlich sichtbaren „Umgrenzungslinie" umgeben, im übrigen ist aber im lebenden Zustande eine Struktur an ihm nicht zu bemerken. Auch durch Färbungen läßt sich eine solche nicht nachweisen, nur wird durch die Behandlung mit Jodwasser das Vorhandensein einer resistenteren Außenschicht und einer weniger resistenten Innenschicht wahrscheinlich gemacht. Insbesondere ist eine Wabenstruktur im Sinne BÜTSCHLI's nicht vorhanden, und die Körnchen, die BÜTSCHLI in den Centralkörper verlegt, liegen außen demselben an. Vakuolen, auch größere, kommen nicht nur in absterbenden Zellen der Cyanophyceen vor, sondern sind allgemein verbreitet.

Diese Anschauungen erfahren eine gewisse Bestätigung durch eine

leider russisch geschriebene und nur mit deutschem Resumé versehene Arbeit von NADSON (33). Danach zeigt der Protoplast der untersuchten Cyanophyceenzellen einen Wabenbau im Sinne BÜTSCHLI's. Der mittlere Teil, „Centralkörper", ist kein selbständiges, vollständig abgesondertes Organ, sondern nur der Gesamtteil der mittleren Waben des Protoplastes, welche sich von den äußeren nur dadurch unterscheiden, daß sie einen besonderen stark färbbaren Stoff enthalten. Centralkörper der Cyanophyceen und Zellkern anderer Organismen entsprechen und vertreten einander. Die morphologischen Merkmale des Centralkörpers sind unbeständig; auch die Differenzierung desselben ist in den verschiedenen Reihen der Cyanophyceen verschieden. Die Zellen der Cyanophyceen besitzen Körnchen von dreierlei verschiedenem Charakter: 1) Chromatinkörner, welche den roten Körnchen BÜTSCHLI's, den Schleimkugeln PALLA's, einem Teile der Cyanophycinkörner von HIERONYMUS entsprechen und hauptsächlich, selten ausschließlich in dem Centralkörper der Zelle konzentriert sind; 2) Reservekörner, welche der Stärke anderer Algen entsprechend als Reservestoffe fungieren und den Cianoficina BORZI's, den Cyanophycinkörnern PALLA's und einem Teile der Cyanophycinkörner von HIERONYMUS entsprechen; 3) Plasmatische Mikrosomen, welche als kleine Kugeln oder Körnchen plasmatischer Substanz in den Knotenpunkten des Protoplasma-Wabensystems eingelagert sind. Wenn man den Centralkörper mit dem Zellkern anderer Organismen vergleicht, so ist seine Teilung eine amitotische, bei Merismopedia und Aphanocapsa treten jedoch Erscheinungen auf, welche als eine Uebergangsstufe von der amitotischen zur indirekten Kernteilung angesprochen werden können.

Zu erwähnen ist noch eine Angabe von HEGLER (6), daß es durch besondere Präparationsmethoden gelingt, bei einigen Spaltalgen karyokinetische Kernteilung in allen Stadien sichtbar zu machen.

Wie man aus den angeführten Angaben der verschiedenen Forscher ersieht, sind die Ansichten über den inneren Bau der Cyanophyceenzelle fast ebenso zahlreich, als es Arbeiten darüber giebt. Auch die Beobachtungen sind einander so widersprechend und die durch Zeichnungen fixierten Bilder, welche die einzelnen Forscher wahrgenommen haben, so verschieden, daß man kaum glauben möchte, Organismen von ein und derselben Gruppe vor sich zu haben. Als feststehend darf man wohl folgendes annehmen.

Der gesamte protoplasmatische Inhalt der Cyanophyceenzelle zerfällt in einen äußeren gefärbten Teil und einen inneren farblosen.

Der äußere gefärbte Teil kann als Chromatophor angesprochen werden, obgleich es noch nicht ganz feststeht, ob er gegen die Membran durch eine farblose Plasmaschicht abgegrenzt ist. Der innere centrale Teil, „Centralkörper" BÜTSCHLI's, ist durch gewisse Eigenschaften, namentlich durch erhöhte Färbbarkeit von der peripheren Plasmaschicht verschieden. Er ist kein Zellkern im Sinne der Zellkerne höherer Organismen, wohl aber hat er mit denselben gewisse Eigenschaften gemein und kann als eine rudimentäre Form eines solchen aufgefaßt werden. Im Verlauf der weiteren Entwickelung der Cyanophyceenreihe nähert sich auch der Centralkörper dem Typus des Zellkerns immer mehr, bis er bei gewissen blaugrünen Algen (Glaucocystis Nostochinearum), die man aber gegenwärtig bestrebt ist von den Spaltalgen zu trennen, vollständig typischen Bau erhält.

In dem Zellinhalt der Cyanophyceen kommen Körnchen vor, welche wahrscheinlich verschiedener Natur sind; über ihre Lagerung in der peripheren oder centralen Masse des Inhalts ist eine definitive Entscheidung noch nicht möglich; vielleicht kommen in dieser Hinsicht Verschiedenheiten vor. Daß die Körnchen eiweißartiger Natur sind, ist wohl für alle anzunehmen; ob sie aber stets verschieden oder mitunter auch sämtlich gleichartig sind, ist zweifelhaft.

b) Die Zellkernfrage.

Im allgemeinen findet man bei den Bakterien einen nahezu homogenen Zellinhalt, indem sich keinerlei Differenzierungen bemerkbar machen. Aber ein Teil der Bakterien, und zwar diejenigen, welche am weitesten vom Typus dieser Organismen sich entfernen, wie Beggiatoa und ein Teil der Schwefelbakterien, zeigen regelmäßig mehr oder weniger deutlich Differenzierungen in ihrem Plasma. Der weitaus größte Teil aller Arten, vielleicht überhaupt alle, deren Größe hinreicht, unseren optischen Mitteln noch Unterschiede im Plasma erkennbar zu machen, zeigt wenigstens solche Differenzierungen bei sorgfältiger Untersuchung während gewisser Entwickelungszustände.

Unter diesen sichtbaren Differenzierungen, die sich zeitweise im Plasma aller Bakterien einstellen, sind auch seit langer Zeit, zuerst von Babes (1, 2) kleine Körnchen beobachtet worden, die sich durch ein besonderes Verhalten gegenüber Farbstoffen auszeichnen und wiederholt als Zellkerne oder als Stellvertreter solcher aufgefaßt worden sind. Im Gegensatz zu dieser Annahme wurde zuerst von Hueppe (24) und Klebs (25), später besonders von Bütschli die Anschauung vertreten, daß im allgemeinen der Zellleib der Bakterien ein von der Membran direkt umschlossener Zellkern sei, während das Cytoplasma entweder völlig oder bis auf geringe Reste reduziert sei. Diese Deutung würde dann leichter mit dem Bau der Cyanophyceenzelle in Uebereinstimmung zu bringen sein.

Man ist also gegenwärtig nicht mehr sehr geneigt, den Bakterien die Zellkerne ganz abzusprechen, obwohl man sich vollkommen bewußt ist, daß es sich nicht um Zellkerne handeln kann, wie bei den höher entwickelten Organismen, sondern um viel einfacher gestaltete Gebilde, die vielleicht nur als die ersten Anfänge der Zellkernbildung überhaupt zu deuten sind. Diesem gegenüber stehen die älteren Anschauungen, daß man es bei den Bakterien, wie überhaupt bei einem großen Teil der niederen Organismen, mit kernlosen Zellen zu thun habe. Auch de Bary drückt sich in der zweiten Auflage seiner Vorlesungen über Bakterien noch sehr vorsichtig aus, indem er sagt: „Zellkerne zu finden, ist z. B. noch nicht gelungen", giebt also gewissermaßen die Möglichkeit zu, daß sie noch aufgefunden werden können. Noch schärfer betont Bütschli (Protozoen p. XIII, 1888) die Möglichkeit, daß auch den Bakterien und Schizophyceen Zellkerne zukommen könnten.

Es mag hier gleich die Thatsache festgestellt werden, daß es nicht gelungen ist, in den Bakterienzellen Gebilde aufzufinden, welche einen ähnlichen Bau besitzen wie die Zellkerne höherer Pflanzen. Das Auffinden echter Zellkerne ist nach den vielen diesbezüglichen Untersuchungen zwar immer noch möglich, aber doch sehr unwahrscheinlich geworden. Insbesondere ist aber auch der Versuch, den bei den Cyanophyceen gefundenen Zellen-

bau ganz allgemein für die Bakterien anzunehmen, als gescheitert anzusehen, und nur einige ohnehin nicht mehr den typischen Bakterien angehörende Organismen zeigen sich hierin den Cyanophyceen verwandt.

Daß das anfangs homogene Plasma vor der Sporenbildung sich zu trüben und feinkörnig zu werden beginnt, wurde schon von COHN und KOCH beobachtet (10, 26), und später von allen Forschern, die sich mit derartigen entwickelungsgeschichtlichen Forschungen beschäftigten, bestätigt. Ebenso war durch diese Untersuchungen festgestellt, daß bei den meisten sporenbildenden Bakterien die Sporen zuerst als ganz kleine, stark lichtbrechende Körnchen in der Zelle auftreten. Diese Körnchen standen also, wie später ERNST (16) noch genauer untersuchte, zur Sporenbildung in gewisser Beziehung. Dagegen wurden zuerst von BABES (1—4), später auch von ERNST (17), NEISSER (34), HUEPPE (24), FINKLER und PRIOR (18) Körnchen im Bakterienplasma gefunden, die nicht ohne weiteres als Anfänge der Sporenbildung aufzufassen waren, da sie sich auch bei Organismen fanden, die überhaupt keine Endosporen bilden. Freilich wirkte hier zunächst das falsche Prinzip, die Sporenbildung durch gewisse Färbungseigentümlichkeiten der betreffenden Gebilde, und nicht durch die Keimung festzustellen, nachteilig, und man nannte eben auch manches Sporen, was weder biologisch noch morphologisch resp. entwickelungsgeschichtlich dem Begriff einer Spore entsprach. ERNST nennt die Körnchen „sporogene Körner" und nimmt von ihnen an, daß sie zwar etwas von den Sporen prinzipiell Verschiedenes seien, daß sich aber aus ihnen Sporen entwickeln können. Sie färben sich im Gegensatz zu den Sporen mit Hämatoxylin und Kernschwarz, aber nicht immer nach der NEISSER'schen Sporenfärbungsmethode. Sie lassen sich leicht durch eine Lösung von 0,5-proz. Pepsin und 0,2-proz. Salzsäure verdauen, sind unlöslich in kochendem Aether, färben sich mit Jod nicht blau, werden durch kochendes Wasser zum Verschwinden gebracht. ERNST sieht sie als Zellkerne an und konnte sie außer bei Bakterien auch bei Oscillarien nachweisen. Vielleicht sind die von FINKLER und PRIOR beschriebenen Gebilde ähnlicher Natur, ebenso die von HUEPPE (24), doch können diese auch auf gewisse, eigentümliche Zellteilungserscheinungen, wie sie bei Involutionsformen zuweilen auftreten, zurückgeführt werden, da HUEPPE sie selbst als eine Art von Arthrosporen auffasst. Daß es sich aber nach den von ERNST angegebenen Eigenschaften nicht um eigentliche Zellkerne handeln kann, braucht nicht erst weiter auseinandergesetzt zu werden. Jedenfalls ist ein Teil der sporogenen Körner ERNST's dasselbe, was BÜTSCHLI später als „rote Körnchen" bezeichnete.

Die Arbeit BÜTSCHLI's (8), welche sich zwei verschiedene Aufgaben gestellt hatte, das Vorhandensein einer Wabenstruktur im Protoplasma und das Vorkommen von Zellkernen bei den Schizophyten nachzuweisen, ist, abgesehen von den positiven Resultaten, schon dadurch von hervorragender Wichtigkeit für die weiteren Forschungen auf diesem Gebiete geworden, daß in ihr die bei den Cyanophyceen und einigen verwandten, den Bakterien zugerechneten Formen gefundene Organisation des Plasmas auf die anderen Bakterien übertragen wurde. BÜTSCHLI nahm dabei an, daß der Bau der Zelle um so einfacher wird, je kleiner die Formen sind. Nach seiner Auffassung besteht die Zelle bei den größeren Formen aus einer Membran, einer peripheren Rindenschicht und einem Centralkörper, von dem die beiden

letzteren die wabige Struktur, die er für das Protoplasma im allgemeinen annimmt, deutlich erkennen lassen. Die kleineren und kleinsten Formen der Bakterien lassen die Rindenschicht mitunter völlig vermissen und bestehen daher nur aus dem Centralkörper und der Membran. Da nun BÜTSCHLI den Centralkörper als Zellkern anspricht, so würden die Bakterien nur aus Zellkern und Membran bestehen, ein Schluß, der bereits von HUEPPE (24) und KLEBS (25) aus dem Verhalten der Bakterienzelle gegenüber Farbstoffen gezogen worden ist. Bei Chromatium Okenii konnte BÜTSCHLI ermitteln, daß nur eine ihrer Dicke nach wechselnde Rindenschicht das Bacteriopurpurin enthält, während der centrale Hauptteil des Körpers farblos ist, und daß der rote Farbstoff ein deutliches Netzwerk unter der Membran bildet. Der centrale Hauptteil färbt sich mit Hämatoxylin bei geeigneter Präparation intensiver als der periphere Teil und enthält ausschließlich die Schwefelkörner. Die Rindenschicht besteht hier meist nur aus einer, seltener aus mehreren Wabenlagen. Der Centralkörper zeigt zuweilen faserige bis knäuelartige Struktur, was aus einer Verschiebung der Waben erklärt wird. Der rote Farbstoff ist feinstkörnig dem Plasmagerüst der Rinde eingelagert. In dem Centralkörper treten bei Hämatoxylinfärbung mehr rotviolett gefärbte Körnchen („rote Körnchen") hervor, während das Gerüstwerk sich blau färbt; diese roten Körnchen werden von BÜTSCHLI mit den von ERNST als Kerne gedeuteten sporogenen Körnern identifiziert. Sie sitzen in den Knotenpunkten des Wabengerüstes und dringen auch zuweilen in die Rindenschicht ein. Die gleichen Verhältnisse finden sich im wesentlichen bei Ophidomonas jenensis und bei Monas vinosa, ferner, abgesehen von der roten Färbung durch Bacteriopurpurin, bei Bacterium Lineola und einer etwas kleineren Bakterienform, während bei einigen anderen Formen die Rindenschicht nur an den Polen auftritt und bei noch anderen überhaupt fehlt. Bei Spirillum undula tritt meist nur je eine Rindenwabe an jedem Pole auf. Etwas anders scheint nach BÜTSCHLI der Bau von Spirochaete plicatilis zu sein, bei welcher sich ein fadenförmiger Centralkörper durch die ganze Zelle zieht, der nach der Abbildung weniger wellig erscheint als die Rindenschicht[1]). An dem Centralkörper konnte BÜTSCHLI eine Struktur nicht erkennen, dagegen glaubte er in der Rindenschicht mehrfach eine einfache Wabenstruktur wahrgenommen zu haben. Einen unregelmäßigen, aber intensiv färbbaren Centralkörper besitzen die Beggiatoen. Ganz ähnlich in ihrem Bau wie Chromatium verhalten sich die Oscillarien, abgesehen von dem Fehlen der Schwefelkörnchen. Die roten Körnchen des Centralkörpers sind ebenfalls vorhanden und dringen auch zuweilen in die Rindenschicht; daneben kommen aber in der allein gefärbten Rindenschicht noch farblose Körnchen vor, welche sich mit Eosin, aber nicht mit Hämatoxylin färben lassen. Der Centralkörper erreicht bei den dickfädigen Formen eine ansehnliche Größe, bei den dünnfädigen, die meist längere Zellen haben, ist er ein längliches Gebilde.

BÜTSCHLI unterwirft nun die Frage nach der Natur der Rindenschicht und des Centralkörpers einer eingehenden Kritik und teilt eine Anzahl von ihm gewonnener Untersuchungsergebnisse mit, die

1) Nach der Abbildung erscheint es sehr zweifelhaft, ob es sich um Spirochaeta plicatilis handelt; so schwache Windungen habe ich niemals bei einer Spirochaeta plicatilis gefunden, auch auf keiner Abbildung.

seine Auffassung von der Zellkernnatur des Centralkörpers stützen sollen. Nach seinen Untersuchungen löst sich die Rindenschicht der Oscillarien im Gegensatz zu den Angaben von ZACHARIAS bei Verdauung in künstlichem Magensaft, der Centralkörper würde jedoch viel deutlicher, obgleich auch von ihm ein Teil gelöst zu werden scheint; er färbt sich auch nach der Verdauung noch mit Hämatoxylin. Dagegen lassen sich die roten Körnchen nach der Verdauung nicht mehr nachweisen, was jedoch nach BÜTSCHLI auch darauf zurückgeführt werden kann, daß die Körnchen nur die Fähigkeit, sich zu färben, verlieren, ohne wirklich verdaut zu werden. Nach vorhergehender Verdauung vermochte die Einwirkung einer 10-proz. Sodalösung keine Veränderung an dem Rest des Centralkörpers mehr herbeizuführen, er stimmt also mit dem von ZACHARIAS Plastin genannten Teil des Kernes überein. Auf Chromatium und Ophidomonas wirkte dagegen künstlicher Magensaft viel weniger ein, namentlich blieb die wabige Struktur der Rindenschicht vollkommen erhalten. Die roten Körnchen konnte BÜTSCHLI auch noch bei Diatomeen, Flagellaten, Stigeoclonium und einem Pilzmycel nachweisen, dagegen nicht bei Spirogyren und ciliaten Infusorien. Bei den genannten Organismen traten jedoch die roten Körnchen auch im „Körperplasma" zerstreut auf. In der Nachschrift giebt BÜTSCHLI an, daß er an verschiedenen Zellen höherer Pflanzen und an den Zellkernen der roten Blutkörperchen von Rana esculenta eine große Uebereinstimmung der Zellkerne mit denen der Schizophyten gefunden habe, insbesondere das mit Hämatoxylin sich blau färbende Gerüst und die darin eingelagerten roten Körnchen. Diese letzteren, die Chromatinkörnchen, unterscheiden sich jedoch von denen der Schizophyten dadurch, daß sie durch künstlichen Magensaft nicht verdaut werden und sich nach dem Verdauungsprozeß ebenso deutlich wie vorher färben. Er zweifelt jedoch nicht daran, daß die roten Körnchen der Schizophytenzellen den Chromatinkörnchen höherer Pflanzen und Tiere entsprechen oder dieselben vertreten.

Einen centralen Zellkern glaubte auch schon vor BÜTSCHLI SCHOTTELIUS bei den Bakterien wahrgenommen zu haben. Er konnte nämlich (41) bei genauer Untersuchung aller ihm zugänglichen Bakterienarten, besonders aber der größeren Formen und unter diesen am deutlichsten beim Milzbrandbacillus, einen centralen Körper wahrnehmen, welcher bei den Stäbchenbakterien stäbchenförmig, bei den Mikrokokken rund ist. Derselbe erscheint nur in frischen, lebenskräftigen Zellen in charakteristischer Form; in absterbenden Zellen scheint er in Schollen oder Körnchen zu zerbrechen. Er ist nur bei sehr genauer Einstellung wahrzunehmen und als dunklerer Körper von einer Zone helleren Plasmas zu unterscheiden, welche zwischen ihm und der Zellhaut sich befindet. Auch in gefärbtem Zustande ließen sich diese zellkernartigen Körper erkennen, doch darf man hierbei nicht ohne jede Blendung arbeiten. Die Färbung geschah mit wässeriger Gentiana- oder Fuchsinlösung. Die Bakterien erschienen alsdann von einer farblosen Hülle umgeben, auf der äußeren Fläche des Protoplasmas hatte sich ein farbiger Niederschlag abgeschieden, während dieses selbst ungefärbt blieb; in der Mitte lag der dunkel gefärbte Körper. SCHOTTELIUS nennt dieses Gebilde zwar Zellkern, läßt aber ausdrücklich seine Natur unbestimmt.

Aehnliche Bilder, wie sie SCHOTTELIUS erhalten hat, kann man allerdings an allen Bakterien beobachten; aber es sind Lichtbrechungs-

erscheinungen, welche eine Struktur vortäuschen. Ein feiner Glasfaden, in Wasser unter dem Deckglas untersucht, zeigt fast die gleichen Erscheinungen. Bei den gefärbten Präparaten treten dann noch Kontraktionen des Protoplasmas hinzu, um die Täuschung zu vollenden. Die Schollen und Körnchen sind nicht bloß in absterbenden Zellen vorhanden, sondern auch schon in solchen, welche sich recht lebhaft teilen. Unter Umständen können auch die oft sehr großen centralen Vakuolen zu der Annahme eines centralen Zellkernes führen.

Die Angaben Bütschli's erfahren eine Bestätigung durch Wahrlich (49), doch decken sich die Resultate beider nicht vollkommen. Wahrlich konnte nirgends Reste des Plasmas finden und kommt zu dem Schluß: „Die Zellen der meisten untersuchten Bakterien stellen augenscheinlich nur Kerne vor, welche direkt von einer Zellhaut umgeben sind und enthalten kein Cytoplasma." Ebensowenig konnte er jemals Körnchen finden, welche mit den roten Körnchen Bütschli's übereinstimmen, sondern er fand nur echte Chromatinkörnchen. Die Grundsubstanz verhält sich wie Linin. Uebrigens ist in dieser Arbeit die Wabenstruktur niemals abgebildet und auch, abgesehen von beiläufigen Erwähnungen, nirgends besonders hervorgehoben. Wahrlich beobachtete mehrfach plasmolytische Erscheinungen, ohne ihnen jedoch weitere Aufmerksamkeit zu schenken.

Auch Wager (48) konnte einen centralen Körper bei einem Bacillus beobachten, der sich in der Kahmhaut eines mit Spirogyren gefüllten Glases eingefunden hatte. Er bestand aus zwei stark färbbaren, durch eine schwächer sich färbende Masse getrennten Stäbchen und wurde von einer dünnen Membran umgeben. Das centrale, vom Verf. als Zellkern angesprochene Gebilde war von einem schwach färbbaren Protoplasmamantel umgeben. Auch eine Teilung des Kernes wurde von Wager beobachtet; sie ging in der Weise vor sich, daß sich der Kern nach vollständiger Teilung der Stäbchen in der Mitte durchschnürte. Jeder Zellteilung ging eine Kernteilung voraus.

Frenzel (21), dessen Arbeiten an anderer Stelle noch eine eingehende Erörterung erfahren, fand ebenfalls einen Centralkörper im Sinne Bütschli's bei einem grünen, aus Anurenlarven gezüchteten Bacillus („grüne Kaulquappenbacillen"). In gleicher Weise deutet Zettnow den stark färbbaren Teil des Bakterienleibes als Zellkern, während er die schwächer gefärbten, oft nur auf die Pole beschränkten Teile zwischen diesem und der Membran als Plasma auffaßt. Die beigegebenen Lichtdruckbilder lassen gerade hier keinen Zweifel darüber, daß Zettnow plasmolysierte Bakterien vor sich gehabt hat, wie dies auch Fischer hervorhebt. Zu denselben Resultaten wie Bütschli kommt auch Schewiakoff (38) bei Achromatium oxaliferum. Ich möchte aber diesen Organismus nach der Beschreibung überhaupt nicht mehr als eine Bakterienart ansehen; schon die kolossalen Dimensionen (bis 22 μ Breite) machen seine Zugehörigkeit zu den Bakterien, ebenso auch die Bewegungsweise, unwahrscheinlich.

Trambusti und Galeotti (46) beobachteten an einem von ihnen im Wasser gefundenen Bacillus verschiedene Entwickelungsstufen der Zellinhaltskörper. Anfangs färbte sich der ganze Bacillus mit Saffranin gleichmäßig, später blieben um stärker gefärbte, stäbchenförmige, centrale Körper helle Zonen von blaßrosa Farbe, welche sich immer mehr ausdehnten, während die centralen Körper sich fragmentierten und schließlich in eine Anzahl Körnchen zerfielen. Diese letzteren

ordnen sich zunächst in peripheren Reihen, treten dann aber, stellenweise die Peripherie verlassend, zu verschiedenen Kranzformen zusammen. Hierauf suchen sich die Körnchen zu verbinden und einige — die polaren — nehmen an Größe zu. Schließlich entstehen aus den Körnchen geschlossene Ringe, welche sich stärker färben, 3—4 in jeder ursprünglichen Bakterienzelle, welche schließlich platzt und die elliptischen Formen heraustreten läßt. „Diese freien ovalen Formen färben sich sehr gut im Centrum und intensiv in der Peripherie. Sie besitzen eine Länge von 1,5 und eine Breite von 0,9 μ. Von diesen ovalen Formen erfolgt alsdann die Rückkehr in das bacilläre Stadium." Auf Grund der geringen Widerstandsfähigkeit gegen Hitze und ihres Verhaltens gegen Sporenfärbungsmittel glauben die Verff. die Möglichkeit, daß eine Sporenbildung vorliegt, von der Hand weisen zu müssen. Sie glauben vielmehr annehmen zu dürfen, daß es sich um eine wirkliche Kernteilung handle, „welche eine entfernte Aehnlichkeit mit einer Form von Mitose der höheren Zellen haben könnte". Sie fassen demnach den Bacillus ebenfalls als Kern auf, dessen Chromatin sich spaltet, „um sich in bestimmten Figuren anzuordnen, auf welche die Entstehung neuer Kernkörper, welche neue Individuen darstellen, folgen würde". Gegen einige Punkte der Arbeit lassen sich schwerwiegende Bedenken erheben. Nach den Figuren scheint es, als ob die roten Körnchen sich in einer der Längsrichtung der Zelle parallelen Platte anordnen; das würde jedenfalls eine eigentümliche Erscheinung sein, denn es ist doch nach Analogie aller hierher gehörigen bekannten Erscheinungen und nach den von anderen Beobachtern gefundenen Thatsachen zu erwarten, daß die Körnchen, wenn sie einmal peripher gelagert sind, sich auch über die ganze Peripherie, in dem ganzen der Membran anliegenden Plasmamantel verbreiten. Ferner wäre es ein bei den Bakterien bis jetzt ebenfalls noch nicht beobachteter Fall, daß eine vegetative Vermehrung, eine Zellteilung, in der Weise vor sich geht, daß sich die Tochterzellen im Innern der Mutterzellen bilden und durch Platzen der letzteren frei werden. Es ließen sich noch andere Bedenken erheben, doch ist hier nicht der Ort, diese Verhältnisse weiter zu erörtern; das Gesagte mag genügen, um zu zeigen, daß die vorliegende Arbeit nicht geeignet ist, unsere Kenntnisse von dem Wesen des Bakterienzellkerns wesentlich zu bereichern. Man wird sich bei der sehr kurz gehaltenen Darstellung der Vorgänge nicht leicht der Vermutung erwehren können, daß bei der Untersuchungsmethode der Herren Verff. entweder Kunstprodukte in den Zellen entstanden sind, oder daß irgend ein schwer zu kontrollierender Beobachtungsfehler untergelaufen ist.

Auch die Untersuchungen von SJÖBRING (44) sind nicht geeignet, die Frage nach dem Zellkern der Bakterien zu lösen, obwohl sie einige höchst interessante Angaben enthalten, deren Weiterverfolgung noch wichtige Aufschlüsse geben kann. Nach seinen Angaben lassen sich zwei Arten von Körnern im Bakterienkörper unterscheiden, nach ihrer Lagerung und ihrem Verhalten gegenüber Färbmitteln. Die einen, welche sich gut mit Karbolmethylenblau färben (also gewissermaßen die cyanophilen Elemente darstellen würden), sind zu mehreren in einer glänzenden Masse zu finden, welche sich ebenso wie die Körnchen aus dem Plasma in Form von Klümpchen zu differenzieren und schließlich zu einem ovalen, centralen Körper zusammenzutreten scheint. SJÖBRING hält nun diese, im ungefärbten Zustande wie

Vakuolen aussehenden Körper für Zellkerne. Die färbbaren Körner sind der Zahl und der Lage in dem glänzenden Körper nach sehr verschieden. Unter Umständen finden sich Zustände, in welchen sich die färbbare Substanz an den beiden Polen ansammelt, aber durch Fäden (nur 2, wie in der Figur?) verbunden bleibt. Dann treten auch noch zuweilen Körnchen in der Mitte auf, in der Gegend, welche bei Kernteilungen höher organisierter Zellen etwa die Aequatorialplatte einnimmt. SJÖBRING will hierin auch Erscheinungen von Karyokinese erblicken. In dem Protoplasma solcher kerntragender Zellen fand er niemals blaue Körnchen. In Mikrokokken sollen die Verhältnisse verschieden sein; die beigegebenen Figuren 8 und 9 dürften jedoch für die Erläuterung dieser Verhältnisse nicht ganz passend gewählt sein, weil man wohl allgemein den Organismus der Hühnercholera nicht zu den Mikrokokken, sondern zu den Stäbchenbakterien zählt. Nichtsdestoweniger sind jedoch die Figuren, namentlich Fig. 9, von Interesse, weil es sich hier um Verhältnisse handelt, die an die mitotischen Kernteilungen höher organisierter Zellen erinnern; es scheint nach der Abbildung hier wirklich eine Aequatorialplatte vorhanden zu sein, welche mit den polar gelegenen Teilen der färbbaren Substanz durch Fäden verbunden ist. Hier ist aber die Färbung rot! Handelt es sich dann noch um dieselben Körnchen, welche sich besonders gut mit Methylenblau färben lassen, oder sind es schon Körper, welche zu der anderen, sich besonders gut mit Karbol-Magentarot färbenden Gruppe gehören? Diese letzteren lagern nach SJÖBRING fast immer an der Peripherie, an der Innenseite der Membran des Stäbchens. SJÖBRING kommt zu dem Schluß: „Im Bakterienkörper lassen sich also wie in anderen Zellen zwei Bestandteile: Kern und Zellleib, nachweisen, die jedoch nicht immer voneinander differenziert sind."

Zu diesem Schluß ist man aber auch bei voller Würdigung der von SJÖBRING gefundenen Thatsachen noch nicht berechtigt. Die Möglichkeit seiner Anschauung muß allerdings ohne weiteres zugegeben werden, indessen stehen dem nicht nur eine Reihe von Angaben anderer Forscher entgegen, die sich nicht leicht mit denen SJÖBRING's in Uebereinstimmung bringen lassen, sondern es fehlt vor allem jeder Zusammenhang zwischen den einzelnen Beobachtungen, den man namentlich bei Kernteilungsfragen zu fordern berechtigt ist. Außerdem muß man bei diesen kleinsten Organismen, deren zarter Körper den eingreifendsten Operationen unterworfen wird, immer darauf gefaßt sein, daß durch die Untersuchungsmethoden selbst Veränderungen in dem Zellleib hervorgerufen werden, welche ihrer Natur nach sehr verschieden sein und mitunter Bilder vortäuschen können, wie man sie gerade sehen möchte. Solange man daher nicht einen entwickelungsgeschichtlichen Zusammenhang zwischen den einzelnen Erscheinungen nachweisen, eine gesetzmäßige konstante Aufeinanderfolge gewisser Veränderungen im Zellkern feststellen kann, wird man von Kernteilungen im Sinne SJÖBRING's nicht gut reden können. Auch trägt ein Zellkern, der jedenfalls nur zeitweise in den Zellen auftritt, immer einen höchst problematischen Charakter, da sich nach unseren bisherigen Erfahrungen Zellkerne niemals aus dem Plasma differenzieren, sondern stets durch Teilung schon vorhandener Kerne entstehen.

Im Gegensatz zu diesen Versuchen, einen Zellkern im Centrum

der Zelle, einen „Centralkörper" nachzuweisen, schließen sich einige Forscher an die ursprünglich von ERNST vertretene Ansicht an, daß die kleinen, im Plasma der Zelle auftretenden, mehr oder minder zahlreichen, stark färbbaren Körnchen als die Zellkerne der Bakterienzelle anzusehen seien. PROTOPOPOFF (37) fand in einem aus Actinomycesdrusen gezüchteten ovalen Bacterium sich stärker färbende Bänder, welche sich später zu Kügelchen zusammenziehen, die den ERNST'schen sporogenen Körnern entsprechen sollen. Auch bei Actinomyces fand er ähnliche, wenn auch nicht die gleichen Bildungen.

Wesentlich abweichend sind die Anschauungen ZUKAL's (58) über den Bau der Bakterienzelle. Ihm sind die ERNST'schen sporogenen Körnchen und die roten Körnchen BÜTSCHLI's Zellkerne, und er unterscheidet einkernige, zweikernige und mehrkernige Formen; die einkernigen Arten sollen dann mittelständige, die zweikernigen polare Sporen bilden. Er setzt also die Kerne ebenso, wie ERNST dies gethan hat, in Beziehung zur Sporenbildung.

ZUKAL scheint jedoch keine eigenen Untersuchungen über den Zellinhalt der Bakterien angestellt zu haben, sonst würde er zweifellos zunächst vor dem großen Irrtum bewahrt worden sein, ein-, zwei- und und mehrkernige Arten zu unterscheiden. Die Zahl der roten Körnchen BÜTSCHLI's ist völlig inkonstant, bei jeder Art; sie haben aber ferner auch nichts zu thun mit den Körnchen, aus welchen die Sporen hervorgehen, denn diese bestehen, wie später gezeigt werden soll, aus einem durch Reaktionen leicht zu unterscheidenden anderen Eiweißkörper. Ebensowenig ist es gerechtfertigt, die roten Körnchen ohne weiteres als Zellkerne anzusehen.

Gegen BÜTSCHLI's und seiner Anhänger Auffassung von dem Bau der Bakterienzelle wandte sich FISCHER (19) in einer Arbeit, die mit zu den wichtigsten auf diesem Gebiete gehört, obgleich er nicht in allen Argumenten, die er gegen BÜTSCHLI aufführt, glücklich gewesen ist. Ebenso wie BÜTSCHLI den Versuch macht, bei Spaltalgen und Bakterien einen gemeinschaftlichen Bau nachzuweisen, von den bei den Cyanophyceen und den großen Bakterien ähnlichen Organismen ausgehend, will FISCHER, von gewissen echten Bakterien ausgehend, seine Befunde ebenfalls verallgemeinern und auf die Spaltalgen übertragen. Daß dieser Versuch nicht gelang, ist bereits erwähnt. Desto wichtiger ist aber der über den Zellinhalt der Bakterien handelnde Teil. Er weist vor allen Dingen nach, daß die Zellen der Bakterien stark plasmolysierbar sind, und daß diese Eigenschaft wieder das Vorhandensein größerer Mengen wässeriger Flüssigkeit voraussetzt. Daß diese Flüssigkeit aber durchaus in einer großen, centralen Vakuole sich befinden müsse, wie FISCHER will, ist durchaus nicht notwendig, wenn auch sehr wahrscheinlich. Den Centralkörper BÜTSCHLI's führt FISCHER auch für die Bakterien, und hier mit größerem Rechte als bei den Oscillarien, auf das durch die vorhergehende Behandlung mit Alkohol etc. kontrahierte gesamte Protoplasma der Zelle zurück, die Wabenstruktur auf Plasmafäden, welche sich bei der Plasmolyse zwischen dem kontrahierten Plasma und der Membran erhalten. Er zeigt ferner, daß die Zellkerne im Verhältnis zur Zelle um so kleiner werden, je niedriger die Organisation der Organismen ist, und daß auch hiernach schon ein Zellkern von der Größe des BÜTSCHLI'schen Centralkörpers nicht für die niedersten pflanzlichen Wesen zu erwarten sei.

Nicht ganz mit Unrecht wirft BÜTSCHLI (9 p. 75—79) in seiner Kritik FISCHER vor, daß letzterer keine von den Arten nachgeprüft habe, auf die sich BÜTSCHLI's Angaben in erster Linie stützen. BÜTSCHLI führt noch an, daß bei seiner Behandlung die Zellen von Chromatium Okenii nicht eine Kontraktion des Protoplasmas zeigten, sondern sogar öfters platzten; wo es aber dennoch geschah, da zeigte es sich, „daß sich bei der Plasmolyse das gesamte strahlig-wabige Plasma mit scharfer, glatter Begrenzung von der Haut ablöst".

Für Bacillus oxalaticus ZOPF zeigte ich (29), daß ein Centralkörper im Sinne BÜTSCHLI's nicht vorhanden ist, sondern daß sich eine große, centrale Vakuole im Centrum der Zelle befindet. Da ich diese Untersuchungen inzwischen auch an einer großen Zahl anderer Bakterienarten ausgeführt habe, so werde ich dieselben im folgenden Kapitel noch eingehender zu berücksichtigen haben.

In einer neueren Arbeit weist FISCHER (20) nach, daß mit den gleichen Methoden wie BÜTSCHLI doch bei einer großen Anzahl von Bakterien, auch solchen, die von BÜTSCHLI untersucht worden sind, keine Centralkörper vorkommen und daß seine früheren Angaben bezüglich des Centralkörpers bei den Bakterien aufs neue bestätigt wurden.

Schließlich mögen noch die Arbeiten von PEREZ [1]) und MITROPHANOW [2]) beiläufig erwähnt werden, obgleich dieselben eine Bereicherung unserer Kenntnisse vom Bau der Bakterienzelle nicht bringen und ihre Ansichten überhaupt zu subjektiver Natur sind, um einer allgemeinen Diskussion zugänglich zu sein.

c) Wahrnehmbare Differenzierungen in der Bakterienzelle.

Bei allen Untersuchungen über den Bau der Bakterienzelle ist es ein unbedingtes Erfordernis, von der lebenden, durch keinerlei äußere Einwirkungen veränderten Zelle auszugehen und wenn man durch Fixierungen, Färbungen oder irgend welche andere Mittel veränderte Zellen untersucht, stets eine Kontrolle durch Beobachtungen an lebendem Material folgen zu lassen. Man kann sich kaum streng genug an diese Methode halten, wenn man bedenkt, welche enormen Veränderungen die Bakterienzellen erleiden, wenn sie den gewöhnlichen Untersuchungsmethoden unterworfen werden. Welchen Einfluß beispielsweise das sogenannte Fixieren der Bakterien auf dem Deckgläschen hat, läßt sich schon daraus erkennen, daß die Stäbchen dabei nahezu um die Hälfte oder doch ein Drittel schmaler werden und, auch in Wasser gebracht, ihre ursprüngliche Dicke nicht wieder annehmen. Gleichzeitig wird bei dem Fixieren in der Flamme der Bakterienleib auf eine Temperatur gebracht, die meist nicht unbeträchtlich höher ist als diejenige, bei welcher das Eiweiß koaguliert. Daß bei diesen Prozessen Gerinnungserscheinungen, Entmischungsvorgänge verschiedener Art vorkommen müssen, ist ganz selbstverständlich, und es frägt sich nur, inwieweit man in solchen Präparaten die neu erkennbaren Einzelheiten auf

---

1) PEREZ, Protoplasme et noyau. (Mém. de la Soc. sc. phys. et nat., Bordeaux 1894.)

2) MITROPHANOW, P., Études sur l'organisation des bactéries. (Journ. internat. d'Anatomie et de Physiologie, 1893, T. X.)

Rechnung dieser Vorgänge zu setzen, also als Kunstprodukte anzusehen hat. Es ist immer mißlich, Differenzierungen in fixierten Zellen, die man an lebenden in keiner Weise erkennen kann, als dem lebenden Protoplasma eigentümlich anzusehen, besonders aber, wenn es sich um Verhältnisse handelt, wo die optische Leistungsfähigkeit unserer Instrumente an ihrer Grenze angelangt ist.

Man hat schon längst versucht, dem Plasma eine bestimmte Struktur zuzuschreiben, und neuerdings ist dies auch für Bakterien von BÜTSCHLI geschehen, dem sich eine Anzahl anderer Forscher angeschlossen haben (vergl. das vorige Kapitel). Es liegt mir fern, das Vorhandensein einer Wabenstruktur des Bakterienplasmas zu bestreiten — es würde auch eine Erörterung dieser Verhältnisse außerhalb des Rahmens dieser Arbeit liegen — doch muß ich gestehen, daß ich eine solche niemals habe sehen können, weder an typischen Bakterien, noch an den von BÜTSCHLI untersuchten Formen. An lebenden Zellen habe ich überhaupt keine derartigen Bildungen beobachtet; an fixiertem Material nur Bilder, die viel zu unregelmäßig waren, um mit den BÜTSCHLI'schen Abbildungen übereinzustimmen, und die ich für Gerinnungserscheinungen halten muß. Selbstverständlich habe ich mich genau an die von BÜTSCHLI angegebenen Methoden gehalten.

Außer dieser jedenfalls nur sehr schwer zu beobachtenden Plasmastruktur kommen aber vielfach Differenzierungen im Plasma vor, die auch in der lebenden Zelle schon wahrnehmbar sind und die sich in Form von Körnchen und Vakuolen bemerkbar machen.

Körnchen wurden schon von EHRENBERG in größeren Bakterien gesehen, aber entsprechend seiner Anschauung von der Organisation dieser Wesen als Magenbläschen u. s. w. angesehen. Körnchen bildet auch PERTY (Taf. XV, Fig. 15) ab; aber in diesen Fällen handelt es sich um Körnchen von ganz bestimmter Natur, die nur einer kleinen Gruppe von Bakterien zukommen. Diese Körnchen bestehen aus reinem Schwefel, wie dies schon von CRAMER (30) vermutet und von COHN durch gewisse Reaktionen (10, p. 179) nachgewiesen war. BÜTSCHLI hat die Lagerung dieser Körnchen in der Zelle bei einigen Arten näher untersucht; sie liegen in dem centralen Teil des Plasmas. Auch BÜTSCHLI's (8) und WINOGRADSKY's (52) Untersuchungen bestätigen die Schwefelnatur dieser Körnchen. Man hat die sämtlichen, Schwefelkörner enthaltenden Arten zu einer physiologischen Gruppe, den sogenannten Schwefelbakterien, zusammengefaßt, ohne Rücksicht auf ihre systematischen Verschiedenheiten. Das charakteristische Merkmal aller hierher gehörigen Formen ist eben das Vorhandensein der Schwefelkörnchen in ihrem Zellinhalt. Aber nicht in allen Fällen sind die Schwefelkörnchen vorhanden; bei sehr geringer Schwefelwasserstoffzufuhr wird kein Schwefel gespeichert.

Eine andere Gruppe von Körnchen findet sich wohl in allen Bakterien, wenn auch nicht in jedem Entwickelungszustand deutlich erkennbar und bei sehr kleinen Formen stets an der Grenze der Sichtbarkeit stehend. Sie bestehen aus Eiweißkörpern und stehen, wie es scheint, dem Chromatin sehr nahe, obwohl es nicht unmöglich ist, daß diese Körnchen je nach der Art und nach der Ernährung aus verschiedenen Eiweißkörpern bestehen. In ganz jungen Kulturen auf Agar-Agar findet man meist Zellen, die ganz homogenes Plasma besitzen. Wählt man einen endosporen Bacillus mit möglichst großen

Zellen, wie den Bacillus oxalaticus ZOPF, zur Beobachtung der eintretenden Differenzierungen im Plasma, so kann man die Vorgänge von der Keimung an sehr bequem beobachten. Das junge, aus der Spore tretende Stäbchen besitzt eine deutliche, aber sehr feine Membran und einen gleichmäßigen, schwach silbergrau gefärbten Inhalt, in welchem sich keinerlei Differenzierungen bemerkbar machen. Auch in Präparaten, welche auf die verschiedenartigste Weise fixiert und gefärbt werden, lassen sich in diesem Entwickelungsstadium keine Körnchen oder Vakuolen oder Centralkörper sichtbar machen. Sehr bald aber treten anfangs äußerst kleine, nur mit Mühe erkennbare Pünktchen auf, die zahlreicher werden und dem Zellinhalt ein mehr oder weniger feinkörniges Aussehen geben. Einzelne dieser Pünktchen werden größer, stärker lichtbrechend und sammeln sich in der Wandschicht des Protoplasmas an. Gleichzeitig erscheint, anfangs undeutlich und klein, später erheblich an Größe zunehmend, ein centrales Gebilde, welches sofort an den Zellkern von SCHOTTELIUS und an den Centralkörper BÜTSCHLI's erinnert, in Wirklichkeit aber eine große centrale Vakuole ist, dem Zellsaftraum anderer Pflanzenzellen entsprechend. Wäre es ein Centralkörper im Sinne BÜTSCHLI's, aus dichterem, wasserärmerem Plasma bestehend, so müßte es stärker lichtbrechend sein, als das umgebende Plasma, es ist jedoch erheblich schwächer lichtbrechend und bietet ganz dasselbe Aussehen, wie die Vakuolen in Pilzfäden.

Die Entstehung dieser Vakuole ist im hängenden Tropfen bei Bacillus oxalaticus nicht schwer zu beobachten. Sie findet sich nicht in ganz jungen Kulturen, in denen die Zellen in rascher Teilung begriffen sind, sondern tritt erst auf, wenn die Zellen etwas länger werden und die stürmische Teilung auf neuem Nährsubstrat nachgelassen hat. Noch etwas deutlicher werden die Bilder, wenn man an Stelle von Bouillon oder Wasser Nährgelatine zur Kultur im hängenden Tropfen benutzt; dieselbe hat außerdem noch den doppelten Vorzug, die Bewegung des über den ganzen Körper mit Geißeln besetzten Organismus zu verhindern und auch die passive Veränderung in der Lage der Zellen, wie sie durch Erschütterung des Tropfens, Molekularbewegung und Wachstumsprozesse herbeigeführt wird, bis zu einem gewissen Grade zu beschränken. Dagegen wird sowohl auf Gelatine als auf Agar die Vakuole niemals so groß als in flüssigen Nährsubstraten, sie tritt später auf und entwickelt sich weit langsamer.

Wenn man eine einzelne Zelle von dem Stadium an, wo sie noch völlig homogenen Inhalt besitzt, fortlaufend verfolgt, so nimmt man eine Reihe Veränderungen in ihrem Inhalt wahr, welche auch bezüglich der Zellteilung von Interesse sind. Jede Zelle ist von einer deutlichen, nach außen nicht völlig scharf abgesetzten Membran umgeben, und diese scheint wieder in einem Schleimmantel zu stecken, welcher sich jedoch auf keinerlei Weise sichtbar machen läßt. Im Innern der Zelle sind weder Granulationen, noch Vakuolen, noch Centralkörper wahrzunehmen. Sobald sich jedoch die Zelle ein klein wenig streckt, bemerkt man fast genau in der Mitte einen matten, schwächer lichtbrechenden Fleck, welcher sich von nun an stetig vergrößert und allmählich den ursprünglichen, die ganze Zelle ausfüllenden homogenen Inhalt an die Wand drängt. Es ist mir nicht gelungen, das erste Auftreten dieses centralen Gebildes auch nur einmal zu beobachten. Wahrscheinlich geht es doch auch aus sehr

kleinen, punktförmigen Anfängen hervor, die sich allmählich vergrößern. Jedesmal wenn ich dies Gebilde sah, hatte es schon eine Ausdehnung erreicht, daß man annehmen mußte, es sei schon längere Zeit vorhanden gewesen. Wahrscheinlich ist der äußerst geringe Lichtbrechungsunterschied zwischen dem Plasma und diesem centralen Teile die Ursache, daß er erst bemerkbar wird, wenn er eine größere Ausdehnung erreicht hat.

Fast gleichzeitig mit dem Auftreten dieses centralen, späterhin einfach als Vakuole zu bezeichnenden Gebildes werden in dem protoplasmatischen Wandbelag sehr feine Körnchen sichtbar, welche anfangs auch bei den stärksten Vergrößerungen kaum vom Auge festgehalten werden können, allmählich aber an Volumen zunehmen und durch sehr viel stärkeres Lichtbrechungsvermögen scharf aus dem umgebenden Protoplasma hervortreten. Freilich bleiben die meisten Körnchen sehr klein und nur einige wenige werden so groß, daß man ihre Umrisse und ihr Lichtbrechungsvermögen erkennt. Haben sich nun einige solche Körnchen in einer Zelle gebildet, so treten sie gewöhnlich an den Längsseiten der Zelle zu einem Ring zusammen. Sie liegen stets im Innern der Wandschicht und sind selbst dann von derselben überzogen, wenn sie wie ein Vorsprung in den centralen Raum hineinragen. Ihre Zahl in einer Zelle ist sehr verschieden; oft sind nur 2—3 vorhanden, gewöhnlich aber mehr, namentlich in älteren Zellen, d. h. in Kulturen, in denen die Teilungen nicht mehr so rasch verlaufen. Die Zone, in welcher sich besonders die Körnchen lagern, zeigt bald eine ringförmige Verdickung des Plasmas; doch lagern sich durchaus nicht alle Körnchen in dem Plasmaringe, namentlich wenn sie zahlreich in einer Zelle vorhanden sind. Der Plasmaring selbst nimmt ziemlich rasch an Ausdehnung zu, und schließlich entsteht eine Brücke, welche die Vakuole in zwei Teile trennt. Auch nachdem sich diese Plasmabrücke oder vielmehr Plasmascheibe im Innern der Zelle gebildet hat, bleiben die Körnchen in derselben zurück. Die Zelle vergrößert sich hierauf fortschreitend und diese Teilungen der Vakuole wiederholen sich in derselben Weise weiter, ohne daß zunächst sichtbare Scheidewände auftreten. Erst viel später sieht man da, wo die ersten Plasmaringe gebildet wurden, auch ringförmige Vorsprünge in der Membran auftreten, die — freilich in sehr viel kleinerem Maßstabe — Aehnlichkeit mit den Celluloseringen von Oedogonium haben. Diese Ringe setzen sich ebenso wie ursprünglich die Plasmaringe nach dem Innern zu fort, schließen zusammen und stellen nun die junge, noch sehr zarte Querwand dar. Gewöhnlich bleiben die Zellen noch längere Zeit miteinander vereinigt und stellen dann kürzere oder längere Fäden mit mehreren Querwänden dar.

In derselben Weise erfolgen nun die weiteren Teilungen der Vakuole und der Zelle, ebenso wie sich aus den kaum sichtbaren kleinsten Körnchen fortwährend neue größere Körnchen bilden (Taf. IV, Fig. 8). Doch scheint mir der Vorgang in dem frühesten Alter einer aus Sporen gezogenen Agarkultur etwas anders zu verlaufen. Das aus der Spore austretende Stäbchen besitzt, wie schon erwähnt, keine Vakuole und keine Körnchen, und die ersten Teilungen erfolgen oft sehr rasch, ehe sich Körnchen und Vakuolen gebildet haben. Die Zellen trennen sich dann aber auch in der Regel bald nach der Teilung. Es sieht fast aus, als ob sich in der Spore so viel verdichtetes Plasma aufge-

speichert hätte, daß es bei der Keimung für mehrere Zellen ausreicht und erst nach einer Anzahl von Teilungen und nach erheblichem Längenwachstum der Teilungsprodukte nicht mehr genügt, die Zellen auszufüllen, so daß sich die Vakuolen bilden können.

Als ich den centralen Teil der Bakterienzelle zum erstenmal deutlich von der peripherischen Schicht unterscheiden konnte, glaubte ich ebenfalls einen Zellkern vor mir zu haben, den ich eifrig suchte, und dessen Auffinden mir nach den Arbeiten von SCHOTTELIUS und BÜTSCHLI ganz selbstverständlich schien; aber schon das geringe Lichtbrechungsvermögen rief meine Zweifel wach. Die Analogie mit den Zellen höherer Pflanzen, bei denen ein protoplasmatischer Wandbelag die Zelle auskleidet und einen mehr oder weniger großen Zellsaftraum umschließt, die Entwickelung dieses Zellsaftraumes und des Wandbelages aus den ursprünglich plasmareichen Meristemzellen verglichen mit der Bildung des schwach lichtbrechenden centralen Teiles und des stärker lichtbrechenden Wandbelages aus dem ursprünglich homogenen Zellinhalt junger Stäbchen, haben mich sehr bald dazu bestimmt, eine Vakuolennatur dieses centralen Gebildes der Zelle anzunehmen. Es kam nun darauf an, auf anderem Wege die Vakuolennatur des „Centralkörpers" bei Bacillus oxalaticus festzustellen.

Bringt man Zellen mit starken Vakuolen, um den Ausdruck beizubehalten, in schwache Salpeterlösung, welcher am besten eine minimale Menge Saffranin zugesetzt ist, so zieht sich zunächst die ganze Zelle zusammen, ohne daß ein Ablösen des Wandbelages zu erreichen ist. Der centrale Teil wird merklich kleiner, setzt sich aber deutlich gegen den Wandbelag ab. Allmählich, oft erst nach vielen Stunden, nimmt die Zelle ihre frühere Größe und Gestalt wieder an; Zellteilung und Wachstum sind meist verzögert, aber nicht aufgehoben. Ist die Salpeterlösung beträchtlich konzentrierter, so zieht sich die Zelle anfangs ebenfalls zusammen, bald aber löst sich auch das Plasma an beiden Enden, seltener nur an einem, von der Membran ab und kontrahiert sich unter allmählichem Verschwinden des centralen Gebildes sehr beträchtlich. Auch hier leistet ein geringer Zusatz von Saffranin oder Kongorot sehr gute Dienste, doch darf es stets nur sehr wenig sein, da sonst die Lebensfähigkeit der Zelle leicht beeinträchtigt werden kann. Beide Farbstoffe färben die Membran und den Plasmabelag der lebenden Membran schwach rosa, den centralen Teil vermutlich gar nicht, wenigstens scheint mir die sehr geringe Färbung auf die darüber und darunter liegende Zellmembran und Plasmaschicht zurückgeführt werden zu können. Kontrahiert sich nun der Zellinhalt, so verschwindet allmählich der ungefärbte Teil desselben, und der gefärbte Wandbelag schließt allmählich zusammen. Ersetzt man die Salpeterlösung durch Wasser, so zieht dieses zunächst einen Teil des Farbstoffes aus, und es läßt sich dann besonders deutlich verfolgen, wie sich allmählich auch wieder der ungefärbte centrale Teil der Zelle einstellt und wächst, bis der Plasmakörper wieder der Zellwand anliegt. Diese plasmolytische Erscheinung dürfte über die Vakuolennatur des centralen Teiles kaum einen Zweifel lassen, doch habe ich mir jede erdenkliche Mühe gegeben, in ihm den früher von mir selbst so eifrig gesuchten Zellkern nachzuweisen, und daher noch einige andere Versuche gemacht, die aber alle zu dem gleichen Ergebnis führten.

Mit verschiedenen Färbemitteln in lebendem oder totem Zustande war nichts auszurichten, ich erhielt niemals eine so starke oder stärkere

Färbung dieses Teiles als der Membran oder des Plasmas. Stellten sich einmal zufällig in einem Präparat einzelne Zellen so, daß ich durch die ganze Länge derselben von der Querwand aus hindurchsah, so war der Unterschied zwischen der Färbung von Plasma und Zellmembran einerseits und dem centralen Teil andererseits ein so bedeutender, daß sich mir stets die Ueberzeugung aufdrängte, dieser Teil sei überhaupt nicht gefärbt, und die Spur von Farbe rühre nur von der Querwand und dem daran haftenden Plasmabelag her. Auffallend war es übrigens, daß sich auch die jungen, zarten Querwände nur sehr wenig färbten.

Schließlich gelang es mir unter zahlreichen Versuchen, einigemal dadurch das Hervortreten des Zellinhaltes aus der Membran selbst zu beobachten, daß ich schwach konkav-konvexe Deckgläschen, wie man sie immer in jedem Schächtelchen findet, mit der konvexen Seite auf den bakterienhaltigen Tropfen auflegte. Wenn durch allmähliches Verdunsten des Wassers nicht schon ein Zerquetschen der Zellen herbeigeführt wird, so hilft man durch Druck mit einer feinen Nadel nach, was selbst bei Oelimmersionen nach einiger Uebung ganz gut gelingt, ohne daß man allerdings immer die gleichen Zellen im Gesichtsfeld behält. Das letztere Verfahren ist sogar vorzuziehen, weil sofort nach dem Aufhören des Druckes der herausgetretene Inhalt sich abrundet und unter natürlicheren Verhältnissen erscheint. Dagegen ist die Beobachtung des ganzen Vorganges sehr schwierig und gelingt nur hin und wieder. Geht es aber einmal gut von statten, so bemerkt man, daß sich der ganze Plasmasack aus der Zellmembran herausquetschen läßt und beim Aufhören des Druckes sofort in einen rundlichen Ballen zusammenzieht. Aber nur wenige Sekunden bleibt er bestehen, sehr rasch löst er sich vollkommen in der umgebenden Flüssigkeit auf, bis auf die kleinen, später noch weiter zu besprechenden Körnchen, welche allein zurückbleiben. Bei diesem Auflösungsprozeß ist ein irgendwie festerer, widerstandsfähigerer Centralkörper in keiner Weise zu beobachten. Sehr oft bleibt ja der centrale, schwächer lichtbrechende Teil auch nach dem Ausquetschen des Inhaltes noch erhalten, verschwindet aber plötzlich, wenn die Auflösung der Plasmaschicht bis zu diesem Teil vorgedrungen ist, ohne sich, wie diese Schicht, allmählich zu lösen. Besonders deutlich erscheinen diese Vorgänge auch hier, wenn man eine ganz schwache Saffraninlösung (1 : 10000—100000) verwendet.

Wenn man die Zellen vor dem Ausquetschen durch Kochen, Osmiumsäure, Platinchlorid, Chromsäure, Sublimat oder Alkohol fixiert, so löst sich dann die periphere Plasmaschicht nach dem Ausquetschen in Wasser nicht mehr oder doch erst nach längerer Zeit, und man kann unter Umständen mit diesen Plasmaballen ein Experiment anstellen, welches die Vakuolennatur des centralen Teiles zweifellos sicherstellt. Wenn man nämlich eine Salpeterlösung zum Einschluß dieser Zellen verwendet, so schwindet zwar der centrale Teil erheblich, und der Plasmaballen schrumpft stark zusammen, aber doch nicht so wie das lebende Plasma in der Membran, auch der centrale Teil geht niemals ganz verloren. Ersetzt man nach einigen Stunden die Salpeterlösung vorsichtig durch destilliertes Wasser, so quellen die Plasmaballen auf, und namentlich der centrale Teil erreicht eine außerordentliche Größe, oft doppelt so groß als in der normalen Zelle werdend. Es ist freilich stets nur ein glücklicher Zufall, wenn man diese

Erscheinungen von Anfang bis zu Ende bobachten kann, die Versuche gelingen außerordentlich selten, namentlich weil die Bakterien gar leicht bei den Mischungsvorgängen der Flüssigkeiten fortgespült werden und nicht mehr aufzufinden sind. Auch sind es stets nur vereinzelte Plasmaballen, die diese Eigentümlichkeit zeigen, die meisten reagieren weder auf die Salpeterlösung noch auf das destillierte Wasser. Ich kann mir dies nur so erklären, daß in den meisten Fällen Verletzungen der protoplasmatischen Hülle vorhanden sind, die zwar der Beobachtung entgehen, aber doch die Erscheinungen der Osmose verhindern, weil zwischen dem centralen Teil und der äußeren Flüssigkeit eine direkte Kommunikation besteht (vergl. Fig. 1—5, Taf. VI u. Erklärung).

Ich habe diese Untersuchungen, die im wesentlichen für Bacillus oxalaticus schon früher (29) mitgeteilt wurden, auch auf eine größere Anzahl anderer typischer Bakterien ausgedehnt, weil es von Wichtigkeit schien, nachdem erst einmal bei einer Art die Vakuolennatur dieses centralen Teiles festgestellt war, das allgemeine Vorkommen eines großen centralen Zellsaftraumes bei den typischen Bakterien, wie ihn schon FISCHER (19) gefordert hatte, zu konstatieren. Es gelang mir dies bei allen untersuchten Arten, soweit die Kleinheit der Zellen nicht hindernd bei der Beobachtung in den Weg trat. Von den genauer untersuchten Arten, die einen centralen Zellsaftraum besitzen, führe ich an: Sarcina ventriculi, Micrococcus phosphorescens, Bacillus subtilis, B. carbonis, B. Megatherium, Bacterium anthracis, Bact. ramosum, Pseudomonas aromatica, Microspira Comma, Microspira gigantea, Spirillum Undula und die von KUTSCHER als Spirillum volutans bezeichnete Art, die jedoch mit dem Sp. volutans EHRENBERG's nicht identisch ist. Bei diesen Arten wurden die gleichen Versuche gemacht wie bei B. oxalaticus, mit Ausnahme der zuletzt beschriebenen, die sich auf fixierte, ausgequetschte Plasmaballen beziehen; dies wollte mir überhaupt bei keiner anderen Art mehr gelingen. Außer bei diesen wurden noch einzelne Untersuchungen über das Vorhandensein einer centralen Vakuole bei einer sehr großen Anzahl anderer Bakterien angestellt, und niemals habe ich ein negatives Resultat erhalten. Dagegen waren die Versuche bei typischen Bakterien, einen Centralkörper im Sinne BÜTSCHLI's aufzufinden, stets erfolglos, und ich muß annehmen, daß ein solcher bei der großen Mehrzahl jener Organismen, die man unter dem Namen Bakterien zusammenfaßt, überhaupt nicht existiert.

Daß aber gewisse, zu den Bakterien gezählte Organismen, wie namentlich die Beggiatoen und einige rote Schwefelbakterien, thatsächlich einen solchen Centralkörper besitzen, dürfte wohl nach den Untersuchungen BÜTSCHLI's zweifellos sein. In dieser Hinsicht stehen sie eben den Cyanophyceen näher und stellen gewissermaßen phylogenetisch die fortgeschrittenere Gruppe der Bakterien dar. Vielleicht gehören alle Schwefelbakterien dazu, die sich ja auch zum größeren Teil schon durch ihre rote Farbe von den eigentlichen Bakterien unterscheiden. Solange aber in dieser Hinsicht nicht umfassendere Untersuchungen vorliegen, ist kein Grund vorhanden, sie aus den Gattungen der eigentlichen Bakterien, mit denen sie sonst so nahe verwandt sind, zu lösen. Die Stellung dieser Arten ist aber entschieden nur als eine provisorische zu betrachten, vielleicht werden sie besser als eine besondere Gruppe zwischen die eigentlichen Bak-

terien und die Cyanophyceen zu stellen sein. Ich selbst habe mich in den letzten Jahren leider vergeblich bemüht, größere Mengen geeigneten Materials von roten Schwefelbakterien zu erhalten, wenigstens größere Formen, auch Beggiatoen waren hier nicht zu erlangen. Meine Untersuchungen sind deshalb zu unvollständig, als daß ich sie hier verwenden könnte.

Auf einen Organismus muß ich jedoch noch näher eingehen, weil meine Ergebnisse nicht völlig mit denen BÜTSCHLI's übereinstimmen, nämlich Spirillum Undula. Nach der Zeichnung bei BÜTSCHLI (8, Fig. 6a und b) scheint es sich jedoch um einen anderen Organismus zu handeln, da Sp. Undula wohl stets erheblich stärker gekrümmt ist. BÜTSCHLI zeichnet nur eine Wabenschicht, d. h. nur einen Centralkörper, an dessen beiden Enden sich geringe Plasmareste finden, während ich auch bei diesem Organismus deutlich eine centrale Vakuole beobachtete, die allerdings bald dem einen, bald dem anderen Pol etwas genähert war und ebenso wie bei B. oxalaticus Teilungserscheinungen zeigte. An fixierten Exemplaren ist das Plasma häufig von den Enden etwas zurückgezogen, an lebenden liegt es fast stets der Membran an. Ich muß mich deshalb auch der Ansicht FISCHER's (19) anschließen, daß die von BÜTSCHLI als Reste des Cytoplasmas aufgefaßten weniger stark gefärbten Partien an den Polen plasmafreie Stellen sind, welche durch Kontraktion des Plasmas entstehen.

Mit der Entstehung von Vakuolen hängt eine andere Erscheinung zusammen, die eine weite Verbreitung bei den Bakterien zeigt und die man ganz allgemein als „Polkörnerbildung" bezeichnen kann, obwohl der Name nicht für alle Fälle zutreffend ist. Die Erscheinung, daß sich Bakterien nicht immer ganz gleichmäßig färben, sondern zwischen stärker gefärbten Teilen schwächer gefärbte zeigen, ist eine ganz allgemeine und gilt namentlich, aber mit Unrecht, für charakteristisch bei den Bakterien der „Septicaemia haemorrhagica", unter welcher Gruppe von HUEPPE ganz heterogene Arten zusammengefaßt werden. Am genauesten untersucht sind diese Verhältnisse beim Typhusbacillus, wo die sog. „Polkörner", wie BUCHNER nachwies, nicht Sporen sind, wie man lange Zeit angenommen hatte.

Von FISCHER (19) werden derartige Erscheinungen auf Plasmolyse zurückgeführt, und in der That können plasmolytische Zustände vielfach dazu Veranlassung geben. Jedoch sind sie es weit seltener, als einfache Vakuolenbildung im Plasma, welche bewirken, daß die Färbung der Zelle eine ungleichmäßige ist. Gerade bei den Organismen, die in der Mitte einen schwach gefärbten oder farblosen Spalt besitzen, ist, wie dies von selbst einleuchtet, die Plasmolyse nicht die Ursache, vielmehr liegt die schwache Färbung der Mitte ausschließlich an dem Vorhandensein eines centralen Zellsaftraumes, der natürlich auch im eingetrockneten Zustande weit weniger färbbar ist, als die plasmareichen Partien zu den Seiten desselben.

Aehnlich liegen die Verhältnisse beim Typhusbacillus. Seit BUCHNER (7) nachgewiesen hat, daß es keine Sporen sind, sondern Plasmaballen, „Polkörner", welche dadurch entstehen, daß sich im Zellinhalt plasmaarme Stellen bilden, kann die Erklärung für ihre Bildung nicht zweifelhaft sein; es sind eben nur größere Plasmaansammlungen zu beiden Seiten der centralen Vakuole. Uebrigens tritt diese Erscheinung einer centralen Vakuole wohl nirgends deutlicher auf, als gerade beim Typhusbacillus (Taf. IV, Fig. 1), wenn

derselbe auf Kartoffeln normaler Reaktion gezüchtet wird. Es stellen sich unter diesen Kulturverhältnissen beim Typhusbacillus keine plasmolytischen Erscheinungen ein; die Vakuole bleibt central, rings von einer plasmatischen, an den Polen besonders dicken Schicht umgeben. Dagegen tritt bei dem so ähnlichen Bacillus coli unter gleichen Bedingungen auch Plasmolyse ein; der plasmatische Wandbelag zieht sich stellenweise von der Membran zurück, während die centrale Vakuole nicht so charakteristisch ausgebildet ist. Es entstehen dadurch unregelmäßige, farblose Lücken, die nicht central, sondern immer auf einer Seite der Membran anliegen, während auf der anderen noch ein mehr oder weniger dicker Plasmastreifen zu sehen ist (Taf. IV, Fig. 2). Diese Verhältnisse sind bei beiden Organismen unter bestimmten von MÜLLER (31) näher untersuchten Bedingungen regelmäßig zu beobachten und liefern sogar ein sicheres morphologisches Unterscheidungsmerkmal.

Man hat also hier zwischen bloßer Vakuolenbildung und thatsächlicher Plasmolyse zu unterscheiden, obwohl beide Erscheinungen teilweise als zusammengehörig zu betrachten sind. Auf Vakuolenbildung, Polkörnerbildung, Plasmolyse sind jedenfalls auch vielfach Angaben von Sporenbildung zurückzuführen, welche nur auf mikroskopischen Beobachtungen beruhen. Wahrscheinlich gehören auch die fraglichen Sporen des Tuberkelbacillus hierher. Wie täuschend ähnlich unter Umständen solche zufällige Plasmaballungen den Endosporen sein können, zeigt Fig. 3 auf Taf. IV. Es sind in dem Präparat zahlreiche ähnliche Zellen, wie die in der Mitte des Gesichtsfeldes befindliche, vorhanden gewesen, doch bin ich leider — es handelte sich um Versuche mit Geißelfärbungen — erst darauf aufmerksam geworden, als die Kultur bereits vernichtet war. Die Abbildung stellt ein Präparat von Microspira Comma (Calcutta) von einer Agarstrichkultur dar, welche 48 Stunden bei 37° C. gezüchtet war. In der Mitte der einen Zelle befindet sich eine große, die Zellwand etwas auftreibende Kugel ganz von der Form einer Endospore. Keimungsversuche konnte ich aus dem angeführten Grunde nicht anstellen, und darum muß die Frage, ob es nicht vielleicht dennoch echte Endosporen gewesen sind, unentschieden bleiben. Ich möchte es jedoch für eine zufällige Kontraktion des Plasmas halten, weil es mir nie gelungen ist, ähnliche Bildungen wieder zu erhalten, obgleich ich, wie sich leicht denken läßt, gründlich danach gesucht habe.

Ganz eigentümliche Bilder, die jedenfalls auch nur durch Vakuolenbildung herbeigeführt werden, finden sich ganz regelmäßig in etwas älteren Kulturen eines Bacteriums, welches Herr Dr. GELPKE im bakteriologischen Institut gezüchtet hat und welches als specifischer Organismus bei gewissen Augenentzündungen anzusehen ist[1]). Hier wechseln nämlich regelmäßig in den meist an beiden Enden angeschwollenen Stäbchen fast plasmafreie, in gefärbten Präparaten beinahe farblose Stellen mit plasmareichen, stark sich färbenden ab, und dabei sind diese Stellen so schmal im Verhältnis zur Breite des Stäbchens, daß dieses wie septiert erscheint (Taf. IV, Fig. 4). Mitunter könnte man glauben, daß diese farblosen Querbänder Zellwände seien, dagegen

1) Die betreffende Arbeit ist noch nicht veröffentlicht, ich kann daher erst im speciellen Teil näher auf diesen Organismus eingehen.

spricht aber die oft sehr wechselnde Breite und der Umstand, daß sie sich fast gar nicht färben, während auch die jüngsten Zellwände noch immer erheblich mehr Farbstoff aufnehmen. Aehnliches kommt auch nach ERNST's Abbildung (16, Fig. 5) bei dem zweifelhaften Bacillus Xerosis vor und mag wohl auch bei anderen Arten zuweilen zu beobachten sein. Uebrigens lassen sich diese scheinbaren Septierungen auch schon an den ungefärbten Stäbchen leicht erkennen und auch ihre Bildung im hängenden Tropfen verfolgen; sie fehlen in ganz jungen üppig wachsenden Kulturen und treten frühestens erst nach 24 Stunden bei Brütwärme auf.

Was nun die Körnchen anbetrifft, die man so häufig im Zellinhalt aller Bakterien antrifft, wenn die Kulturen ein gewisses Alter erreicht haben, so dürfte nur so viel mit Sicherheit feststehen, daß sie aus einem Eiweißkörper bestehen, der in vieler Hinsicht dem Chromatin nahesteht. Es ist sogar sehr fraglich, ob nicht unter verschiedenen Lebensbedingungen auch Körnchen verschiedener chemischer Beschaffenheit entstehen können, oder ob sie nicht überhaupt bei den einzelnen Arten aus verschiedenen Eiweißkörpern bestehen. Wenigstens würden die verschiedenen Ergebnisse, welche die bisherigen Untersuchungen geliefert haben, darauf hindeuten. Ich habe die Körnchen nur bei Bacillus oxalaticus etwas eingehender untersucht und konnte damals feststellen, daß die Substanz der Körnchen ähnliche Reaktionen wie das Chromatin zeigt.

Die Körnchen liegen in der Wandschicht des Plasmas, wo sich bereits eine Differenzierung in centrale Vakuole und plasmatischen Wandbelag vollzogen hat; aber auch, wenn eine Vakuole noch nicht zu erkennen ist, scheinen sich die Körnchen doch mehr an der Zellwand zu sammeln, während der centrale Teil des Plasmas frei bleibt. Wenn man den Zellinhalt großer Bakterienzellen (Bacillus oxalaticus) auspreßt in schwache Saffraninlösung, färben sich die Körnchen sofort intensiv rot, sind aber stets noch von einer oft allerdings sehr dünnen Hülle flüssigeren Protoplasmas von hellerer Färbung umgeben (Taf. VI, Fig. 3). In ganz jungen, eben aus den Sporen austretenden Zellen sind sie entweder überhaupt noch nicht vorhanden oder doch so klein, daß sie nicht wahrzunehmen sind. Bei manchen Bakterien bleibt das Plasma sehr lange vollkommen hyalin, und es lassen sich wenigstens mit unseren gegenwärtigen optischen Hilfsmitteln keinerlei Granulierungen im Innern nachweisen; bei anderen, namentlich den größeren Arten, tritt eine solche Granulierung oft sehr zeitig ein. Zuerst merkt man die Entstehung dieser kleinsten Körnchen nur an der eigentümlichen Veränderung der Farbe; das glashelle Stäbchen wird mehr silbergrau. Allmählich werden aber die einzelnen gewöhnlich sehr zahlreichen Körnchen sichtbar, sie sind aber so klein, daß es eigentlich nicht gelingt, ein einzelnes Körnchen zu erkennen, sondern die ganze Zelle erscheint mehr mit einer feinkörnigen Masse erfüllt. Erst allmählich treten dann einzelne Körnchen durch ihre Größe hervor, und diese wachsen nach und nach so weit heran, daß sie etwa $^1/_{10}$ bis $^1/_4$ der Breite der Zelle einnehmen. Zuweilen werden einzelne Körnchen auffallend groß (Taf. VI, Fig. 5), doch handelt es sich hier wahrscheinlich um anormale Zustände. Alle Körnchen in einer Zelle gehen aus den kaum sichtbaren feinsten Körnchen des Plasmas hervor, eine Teilung habe ich bei den zahlreichen Untersuchungen niemals wahrgenommen. Man findet die

Körnchen deshalb auch in allen möglichen Größen bis zu den kleinsten, eben an der Grenze der Sichtbarkeit stehenden Pünktchen herab.

In den sehr großen Körnchen scheint mitunter ein centraler Teil sich weniger stark zu färben, doch ist dies weder regelmäßig der Fall, noch ist der Farbenunterschied irgendwie erheblich, so daß auch ein Zufall im Eindringen des Farbstoffes oder eine Täuschung vorliegen kann. Die Färbung der Körnchen gelingt sehr leicht mit allen gebräuchlichen Anilinfarben, mit Hämatoxylin, Karminlösungen, insbesondere auch sehr schön mit karminsaurem Ammoniak; sie ist sehr intensiv und namentlich bei Saffranin bedeutend stärker als die des übrigen Plasmas.

Die roten Körnchen, die BÜTSCHLI fand, scheinen von den im Bacillus oxalaticus vorkommenden insofern verschieden, als sich die letzteren in Pepsinlösungen unverändert erhielten, höchstens unbedeutend durchsichtiger wurden. In 10-proz. Kochsalzlösung verschwinden sie langsam, oft erst nach 24 Stunden, manchmal schon nach 2—3 Stunden. Von Trypsin werden sie nach kurzer Zeit vollständig oder bis auf einen sehr geringen Rest verdaut. Rasch gelöst werden die Körnchen von 1-proz. Kalilauge, Kalkwasser und gesättigter schwefelsaurer Magnesia, unlöslich sind sie in Essigsäure und Salzsäure. Ferrocyankalium + Essigsäure löste sie langsam und meist nicht vollständig. Hiernach stimmen sie also in den Reaktionen ziemlich mit Chromatin überein.

Ueber die Bedeutung der Körnchen in der Bakterienzelle lassen sich nur sehr subjektive Vermutungen hegen; ich möchte sie als die ersten Anfänge einer Zellkernbildung betrachten. Daß den Zellkernen niederer Pflanzen nicht immer dieselben Funktionen zukommen können, wie denen höherer Pflanzen, ist selbstverständlich, und je tiefer ein Organismus steht, um so weniger Funktionen werden den Zellkernen zukommen, um so einfacher können diese selbst gebaut sein. Welche Funktionen aber den Körnchen der Bakterienzellen zukommen, das dürfte zur Zeit kaum zu ermitteln sein, zumal sie bald in reicher Zahl im Plasma auftreten, bald fehlen, oder doch so klein sind, daß sie uns nicht mehr erkennbar sind. Nichtsdestoweniger findet die Zellteilung auch in diesem Zustande ebenso lebhaft, oder sogar noch lebhafter statt, als beim Vorhandensein von Körnchen im Plasma. Bei sporenbildenden Arten treten sicher stets Körnchen im Plasma auf, ehe Sporen sichtbar werden und auf diese Verhältnisse ist im Kapitel über Sporen noch weiter eingegangen. Aber auch bei den nicht sporenbildenden Arten treten die Körnchen stets auf, wenn die Kultur ein gewisses Alter erreicht hat. Ebensowenig ist es statthaft, die Körnchen als ein Anzeichen für den Niedergang der Entwickelung oder eine geringere Wachstums- und Teilungsfähigkeit der Zellen aufzufassen, denn sie treten oft schon bald nach der Sporenkeimung auf, lange bevor die Höhe der Entwickelung erreicht ist, und bei manchen Arten sind sie eigentlich niemals zu vermissen.

d) Färbungen des Zellinhaltes.

Die außerordentlich verschiedenartigen Farbstoffe der Bakterien, welche ihren Kulturen auf künstlichen Nährböden ein oft so charakteristisches Aussehen verleihen, sind mit wenigen Ausnahmen nicht an die Zelle gebunden, sondern werden nach außen in den um-

gebenden Schleim abgeschieden. Schon SCHRÖTER konnte diese Thatsache dadurch feststellen, daß zwischen den gefärbten Spaltpilzkolonien wachsende Pilzhyphen, wie er beobachtete, den Farbstoff aufnahmen (42, p. 4). Wir können also diese Farbstoffe hier übergehen und uns denjenigen beiden zuwenden, die zweifellos dem Zellinhalt angehören; es sind dies das Bacteriopurpurin und ein grüner, vielleicht dem Chlorophyll nahestehender oder sogar mit diesem identischer Farbstoff.

Das Bacteriopurpurin wurde zuerst von RAY LANKESTER, von welchem auch der Name herrührt, genauer untersucht; doch stimmen seine Ergebnisse nicht in allen Punkten mit den Befunden späterer Forscher überein. Seine Untersuchungen (28) wurden ergänzt durch WARMING (50), ENGELMANN (14), WINOGRADSKY (52) und BÜTSCHLI (8), die uns zwar über die chemische Natur des Farbstoffes keine genaueren Anhaltspunkte liefern, es aber doch wahrscheinlich machen, daß er wie das Chlorophyll zu den sogenannten Fettfarbstoffen oder Lipochromen gehört.

In absolutem Alkohol ist das Bacteriopurpurin entgegen der Angabe LANKESTER's leicht löslich; nach BÜTSCHLI bleibt dabei zunächst noch ein grüner Farbstoff bei Chromatium in den Zellen zurück, der sich aber später auch löst und vielleicht Chlorophyll oder ein verwandter Körper ist. Es würde dann ein Farbstoffgemenge vorliegen, wie bei verschiedenen niederen Algen. Beim Erwärmen zieht auch schon 40-proz. Alkohol den Farbstoff langsam aus. In Aether und Chloroform ist der Farbstoff unlöslich, wird aber bald in derselben Weise in eine bräunliche Mißfarbe verändert, wie beim gewöhnlichen Absterben der Zellen. In verdünnter Salpetersäure verschwindet der Farbstoff sehr bald, ebenso in verdünntem Bromwasser. Salzsäure und Essigsäure führen den Farbstoff in Rot, Orangerot und Braunrot über, später tritt Entfärbung ein, und die Zellen erscheinen schmutzig-olivgrün. Ammoniak und Kalilauge bewirken anfangs gar keine Veränderung, später eine schmutzige Verfärbung der Zellen. Durch konzentrierte Schwefelsäure wird eine intensive Bläuung des Farbstoffes erzielt, später entsteht eine bräunlich-grüne Färbung. Beim Verdunsten der alkoholischen Lösung scheidet sich der Farbstoff in Form von kleinen, vielleicht dem rhombischen oder monoklinen System angehörigen Krystallblättchen aus, welche die gleichen Reaktionen zeigen, wie der in der Zelle befindliche Farbstoff. Obgleich die Intensität der Färbung bei den einzelnen Arten der roten Schwefelbakterien sehr verschieden ist, scheint der Farbstoff dennoch bei allen der gleiche zu sein; wenigstens sind die mikrochemischen Reaktionen bei allen dieselben. BÜTSCHLI konnte feststellen, daß das Bacteriopurpurin eine vollkommene Uebereinstimmung mit dem roten Farbstoff der Euglena sanguinea zeigt, also wahrscheinlich auch mit demjenigen von Haematococcus pluvialis.

Bezüglich des spektroskopischen Verhaltens ist zu erwähnen, daß der Farbstoff zunächst einen breiten Streifen im Gelb bei D zeigt, welcher mit seiner größeren Hälfte nach C zu liegt, ferner einen zweiten Streifen zwischen D und E. Von b an stellt sich allmählich zunehmende Verdunkelung ein; ist die Lösung schwächer, so zeigen sich bei b und E nur schwache Streifen und erst bei F beginnende Verdunkelung. Wahrscheinlich sind die Verschiedenheiten, die in der Beschreibung des Spektrums zwischen LANKESTER, WARMING und

ENGELMANN bestehen, darauf zurückzuführen, daß neben dem Bacteriopurpurin noch ein zweiter grüner Farbstoff in den Zellen vorhanden ist, der ein anderes Spektrum liefert, wodurch je nach dem Verhältnis der beiden Farbstoffe das Spektrum beeinflußt wird.

Das Bacteriopurpurin scheint nach WINOGRADSKY ein leicht oxydierbarer Körper zu sein und sich nur dann in größeren Mengen in den Zellen zu bilden und zu erhalten, wenn wenig atmosphärische Luft in der Flüssigkeit vorhanden ist. Dementsprechend sind die Zellen der Schwefelbakterien am intensivsten gefärbt bei lebhaftem Wachstum in stark schwefelwasserstoffhaltigem Wasser; sie verlieren allmählich an Intensität, wenn der Schwefelwasserstoff im Wasser abnimmt und an Stelle dessen mehr atmosphärische Luft eindringt.

Ob dem Bacteriopurpurin eine ähnliche Rolle zukommt wie dem Chlorophyll, ist noch nicht entschieden; in einer späteren Untersuchung glaubt sich ENGELMANN davon überzeugt zu haben (14a). Ich möchte aber mit WINOGRADSKY annehmen, daß das Bacteriopurpurin nichts mit der Kohlensäureassimilation zu thun habe, nicht nur weil es chemisch und optisch sich ganz anders verhält, als das Chlorophyll und dessen Verwandte, sondern auch weil, wie WINOGRADSKY betont, die roten Bakterien durchaus auf die grünen Bakterien als Sauerstoffquelle angewiesen sind, also jedenfalls selbst keinen Sauerstoff abscheiden. ENGELMANN selbst erhielt auch anfangs bei seinem Bacterium photometricum ein negatives Resultat; wenn er später ein positives erhielt, so würde dies vielleicht ebenso wie die Verschiedenheit der Spektralbilder durch das Vorhandensein eines zweiten, grünen, dem Chlorophyll auch in dessen Funktionen nahestehenden Farbstoffes zu erklären sein. Möglich, daß dieser grüne Farbstoff, den ich ebenso wie BÜTSCHLI bei Chromatium wahrnehmen konnte, je nach den Lebensverhältnissen in wechselnder Menge in den Zellen vorkommt.

Das Bacteriopurpurin scheint nicht an besondere Chromatophoren gebunden zu sein; wohl aber dürfte es nach den Ermittelungen BÜTSCHLI's feststehen, daß es ausschließlich einer der Membran anliegenden Plasmaschicht angehört und nicht im centralen Teil der Zelle vorkommt. Nach diesem Autor soll der Farbstoff ein deutliches Netzwerk unter der Membran bilden, also nicht im Inhalt der Waben, sondern im Gerüst, welches nach BÜTSCHLI's Auffassung sich ebenso in der Rindenschicht wie im Centralkörper vorfindet und die wabige Struktur des Plasmas bedingt. Doch gehört der Farbstoff nur dem Gerüst der Rindenschicht an. In älteren Kulturen fehlt der rote Farbstoff der Zellen stellenweise, und dies kann selbst so weit gehen, daß die Chromatien fast farblos erscheinen.

Eine ganz eigenartige Erscheinung ist das Auftreten eines grünen, dem Chlorophyll in dem Tone ganz ähnlichen Farbstoffes im Zellinhalt einiger Bakterienarten. Daß es einige solche grüne Bakterienarten giebt, die zu echten endosporen Bakterien gehören, ist zweifellos; ob aber der grüne Farbstoff Chlorophyll ist oder ein ähnlicher mit der Kohlensäureassimilation in Verbindung stehender Körper, ist nicht sicher ermittelt.

Der erste, der meines Wissens grüne Bakterien beschreibt, ist VAN TIEGHEM (45), und zwar zwei endosporenbildende Arten. Das Bacterium viride VAN TIEGHEM ist chlorophyllgrün, unbeweglich, in der Mitte eingeschnürt, wurde in der Regenlache auf dem Hute eines

Pilzes gefunden (Stichococcus bacillaris var. fungicola LAGERH.?). In gewöhnliches Wasser übertragen, bildet er Sporen. Bacillus virens ist beweglich, aber auch öfter in Ruhe, etwa von der Form des Bac. anthracis, in stehendem Wasser gefunden. Die Keimung der Sporen wurde beobachtet. Anfangs sollen die Keimstäbchen farblos sein, sich aber am Licht bald grün färben. Die Sporenbildung soll erfolgen, wenn die Zellen im Dunkeln gehalten werden. Eine eingehendere Beschreibung beider Organismen fehlt leider und ein Nachweis, daß der grüne Farbstoff auch wirklich Chlorophyll ist, wird in keiner Weise erbracht. Merkwürdig ist die Angabe VAN TIEGHEM's, daß die Keimstäbchen des Bacillus virens anfangs farblos sind und erst am Licht ergrünen, dies würde freilich zu Gunsten der Chlorophyllnatur des Farbstoffes sprechen. Aber es wäre merkwürdig, wenn der grüne Inhalt der Mutterzellen nicht in die Sporen und aus diesen in die Keimstäbchen übergehen sollte, wie dies bei anderen Arten doch beobachtet worden ist. Bei der ersteren Art ist meiner Meinung nach eine Verwechselung mit dem auf alten Hutpilzen allgemein verbreiteten Stichococcus bacillaris var. fungicola LAGERH. nicht ausgeschlossen [1]), trotz der Endosporen, die sich möglicherweise auf gleichzeitig vorhandene farblose Bakterien beziehen könnten. Denn zu der Zeit von VAN TIEGHEM's Beobachtungen waren die bakteriologischen Untersuchungsmethoden noch wenig ausgebildet und unsere Kenntnisse von den Bakterien überhaupt noch so gering, daß in dieser Hinsicht Irrtümer kaum zu vermeiden waren.

Ein drittes grünes Bacterium wird von ENGELMANN (15) erwähnt, Bacterium chlorinum. Es soll sich ähnlich wie Bacterium Termo verhalten und beweglich sein, indessen fehlen weitere morphologische Daten vollständig. Von großem Interesse sind dagegen die Beobachtungen, die ENGELMANN hinsichtlich der Sauerstoffabscheidung bei dieser Art anstellte. Er fand nämlich, daß sich die im gleichen Tropfen befindlichen Spirillen bei Sauerstoffmangel sofort nach den beleuchteten Stellen des Präparates begaben, an denen sich auch diese grünen Bakterien befanden. ENGELMANN schließt daraus, daß die grünen Bakterien thatsächlich Sauerstoff abscheiden, wodurch die Spirillen bei Sauerstoffmangel angelockt werden. Wenn nun auch durch diese Beobachtung die Thatsache der Sauerstoffabscheidung durch die grünen Bakterien als festgestellt anzusehen ist, so bringt doch auch ENGELMANN keinen Beweis für die Chlorophyllnatur des grünen Bakterienfarbstoffes. Es kann ebenso gut ein dem Phycocyan verwandter Stoff sein; denn nach der Farbnuance allein die Natur des Farbstoffes zu bestimmen, dürfte wohl etwas gewagt sein. Außerdem ist der Farbstoff stets nur in sehr geringen Mengen vorhanden, so daß die Bakterien nicht etwa so intensiv grün wie ein Algenfaden, sondern nur ganz blaß gefärbt sind. Auch ENGELMANN fand den Farbstoff weit weniger gesättigt als bei Chlorophyllkörnern gleichen Durchmessers.

---

1) Vergleiche hierzu: E. DE WILDEMANN, Sur l'Ulothrix flaccida KÜTZ. et le Stichococcus bacillaris NÄG. (Société royale de Botanique de Belgique, T. XXVII 2. partie), und ferner: LAGERHEIM, Ueber eine durch die Einwirkung von Pilzhyphen entstandene Varietät von Stichococcus bacillaris NÄG. (Flora, 1888).

DE BARY (5) nimmt die Angaben VAN TIEGHEM's und ENGELMANN's auf und scheint den Chlorophyllcharakter des grünen Farbstoffes nicht in Zweifel zu ziehen.

WINOGRADSKY (52) macht einige interessante Angaben über „grüne Bakterien", die in seinen Kulturen den nötigen Sauerstoff für die roten Schwefelbakterien lieferten, ohne indessen diesen Bakterien mehr als eine nebensächliche Aufmerksamkeit zu schenken. Indessen geben die pag. 51 geschilderten Verhältnisse doch einen sicheren Beweis dafür, daß die betreffenden grünen Organismen Sauerstoff produzieren, wenn allerdings auch der Bakteriencharakter derselben wohl nicht weiter festgestellt worden ist.

Einen grünen Farbstoff konnte auch L. KLEIN bei den Sporen seiner interessanten Sumpfwasserbakterien wahrnehmen (27), während die Stäbchen eine silbergraue Färbung zeigten. Sehr ähnliche, vielleicht dieselben Arten habe ich ebenfalls in Sumpfwasser beobachtet: bei einigen habe ich auch zweifellos eine leichte Grünfärbung des vegetativen Stäbchens wahrgenommen, doch habe ich die betreffenden Kulturen aus Mangel an Zeit damals nicht weiter untersuchen können.

Dagegen gehört ein grüner Organismus, den DANGEARD (12) beschreibt, offenbar nicht zu den Bakterien; die sporentragenden Fäden dieses Eubacillus multisporus DANGEARD können in einer Weise verzweigt sein, die für den Bakteriencharakter sehr verdächtig ist; noch mehr aber ist es die zuweilen kettenförmige Aneinanderreihung der Sporen in einer Zelle des Fadens.

Ganz eigentümliche, aber zweifellos echte endospore Bakterien mit deutlicher Grünfärbung fand FRENZEL (21) in dem Darm und in den Exkrementen von Anurenlarven in Cordoba. Diese Organismen zeichnen sich nicht nur durch ihre Größe, sondern auch — wenn die Farbe auf der Tafel der Wirklichkeit entspricht — durch ihre verhältnismäßig intensive Färbung aus, welche namentlich den großen, oft zu 2 in einer Zelle gebildeten Sporen zukommt.

Weitere Angaben über grüne Bakterien sind mir nicht bekannt geworden. Seit VAN TIEGHEM und ENGELMANN hat sich aber keiner der Forscher mit der Frage beschäftigt, ob der grüne Farbstoff in den Bakterienzellen wirklich Chlorophyll oder nur ein der Nuance nach ähnlicher und in seiner physiologischen Bedeutung verwandter Farbstoff ist. Da wir das Chlorophyll an bestimmte Farbstoffträger gebunden kennen und es ohne Beimengung eines anderen Farbstoffes bei den Schizophyten nicht vorkommt, so ist auch nicht ohne weiteres anzunehmen, daß es sich bei diesen grünen Bakterien wirklich um reines Chlorophyll handelt.

e) Chemische Beschaffenheit des Zellinhaltes.

Daß der Zellinhalt der Bakterien, wie bei allen lebenden Wesen, außer aus Wasser hauptsächlich aus Eiweißsubstanzen bestehen würde, war von vornherein als selbstverständlich anzunehmen und ist auch durch die Untersuchungen von NENCKI und SCHAFFER (35), VINCENZI (47), CRAMER (11) und anderen nachgewiesen worden. Daneben scheinen aber zuweilen noch andere Körper bei einzelnen Arten regelmäßig, bei anderen nur unter gewissen Ernährungsbedingungen vorzukommen.

Der Eiweißgehalt der Bakterien ist ein wechselnder und sowohl

nach dem Alter der Kultur (NENCKI und SCHAFFER) als auch nach den Ernährungsbedingungen (CRAMER) sehr schwankender (vergl. p. 64). Welcher Art die Eiweißkörper des Bakterienprotoplasten sind, ist bisher noch so gut wie unbekannt, gewöhnlich wird der ganze eiweißartige Inhalt nach dem Vorgange von NENCKI und SCHAFFER als Mycoprotein bezeichnet. Daß sich aber ebenso wie bei anderen Organismen sehr verschiedenartige Proteinstoffe finden werden, ist jedenfalls zu erwarten und geht auch schon daraus hervor, das sich im Inhalt älterer Bakterienzellen aus dem Plasma Körnchen differenzieren, die besondere Eigenschaften zeigen und ihren Reaktionen nach mit dem Chromatin Aehnlichkeit besitzen. Außerdem gelang es auch, schon aus dem Zellinhalt der Bakterien Globuline zu isolieren.

Bei einer gewissen Gruppe von Organismen, die man ebenfalls den Bakterien zurechnet, die aber recht heterogene Elemente enthalten, den Schwefelbakterien, kommen, wie bereits erwähnt, Körnchen im Zellinhalt vor, die sich als aus reinem Schwefel bestehend herausgestellt haben (vergl. COHN 10, WINOGRADSKY 52). Wenn einmal diese Formen ohne Schwefelkörnchen angetroffen werden, so ist dies als ein anormaler Zustand aufzufassen, dem in der Regel bald ein Absterben der Zelle folgt. Es gehört demnach der Schwefel zu den notwendigen Zellinhaltsbestandteilen der Schwefelbakterien.

Ebenso scheinen einigen Bakterienarten, wenigstens während gewisser Entwickelungsstadien, regelmäßig Kohlehydrate oder doch Körper, die durch Jod blau gefärbt werden, auch als Bestandteile des Zellinhaltes zuzukommen. Dies giebt z. B. VAN TIEGHEM für Spirillum amyliferum und Bacillus amylobacter an. Ich selbst habe eine solche Blaufärbung, die zweifellos dem Zellinhalt und nicht der Membran zukam, bei mehreren nicht näher untersuchten, aber specifisch verschiedenen anaeroben Bakterienarten beobachtet. Dieselben stellen sich fast regelmäßig bei der Fäulnis organischer, namentlich stark kohlehydrathaltiger Substanzen ein, sind aber mit den gewöhnlichen Methoden nicht zu isolieren. Die Blaufärbung des Zellinhaltes scheint jedoch nicht während aller Entwickelungsstadien stattzufinden, sondern, wie schon VAN TIEGHEM für Bacillus amylobacter angiebt, nur vor der Sporenbildung. Im übrigen sind diese Verhältnisse, die für die Unterscheidung nahe verwandter Arten oft von der größten Bedeutung sein können, noch sehr wenig untersucht, und es wäre wünschenswert, daß über die Blaufärbung gewisser Bakterienarten durch Jod noch eingehendere Untersuchungen angestellt würden.

Vielleicht kommen im Zellinhalt der Bakterien auch gewisse Fermente, sowie organische Säuren vor, die wenigstens beide von Bakterien abgeschieden werden. Ob sie aber gleich beim Entstehen aus der Zelle diffundieren, oder ob nur ein gewisser Ueberschuß austritt, ist nicht bekannt.

Einige weitere, den Zellinhalt betreffende Einzelheiten können hier übergangen werden, da sie für die Systematik der Bakterien ohne Bedeutung sind. Dazu ist besonders der Gehalt gewisser pathogener Arten an verschiedenen, aber meist in ihrer Zusammensetzung nicht näher bekannten giftigen Eiweißkörpern zu rechnen, die besonders auch im Zellinhalt der Bakterien gespeichert sind.

Litteratur.

1) **Babes, V.**, *Ueber isoliert färbbare Anteile in Bakterien, Zeitschr. f. Hygiene Bd. V p. 173.*
2) — — *in Soc. anatom. de Par. Séance 1. Nov. 1884.*
3) — — *Referat über die Cholera in Ungarn am VI. internationalen Kongreſs für Hygiene* 1887.
4) — — *Studien über die Wutkrankheit, Virchow's Arch.* 1887 *Bd. CX.*
5) **de Bary**, *Vorlesungen über Bakterien, II. Aufl.* 1887.
6) *Botanisches Centralblatt Bd. LXIV* 1895 *p.* 203.
7) **Buchner**, *Ueber die vermeintlichen Sporen des Typhusbacillus, Centralbl. f. Bakteriol. u. Parasitenk. Bd. IV No.* 12 *ff.*
8) **Bütschli**, *Ueber den Bau der Bakterien und verwandter Organismen. Leipzig* 1890.
9) — — *Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma*, 1891.
10) **Cohn**, *Untersuchungen über Bakterien, II. Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. I, Heft III.*
11) **Cramer, E.**, *Die Zusammensetzung der Bakterien in ihrer Abhängigkeit von dem Nährmaterial, Habilitationsschrift München* 1892.
12) **Dangeard, M. P. A.**, *Contributions à l'étude des bacteriacées vertes, Le Botaniste II. Série No.* 4, 1891.
13) **Deinega, V.**, *Der gegenwärtige Zustand unserer Kenntnisse über den Zellinhalt der Phycochromaceen, Bull. de la Soc. Imp. des Naturalistes de Moscou* 1891 *No.* 2.
14) **Engelmann**, *Bacterium photometricum, ein Beitrag zur Kenntnis der Licht- und Farbenperception bei den niedersten Organismen, Pflüger's Arch.* 1882 *u.* 1883.
14a) — — *Die Purpurbakterien und ihre Beziehungen zum Licht, Bot. Ztg.* 1888.
15) — — *Zur Biologie der Schizomyceten, Bot. Ztg.* 1882 *p.* 324.
16) **Ernst**, *Ueber den Bacillus xerosis und seine Sporenbildung, Zeitschr. f. Hygiene Bd. IV p.* 25.
17) — — *Ueber Kern- und Sporenbildung bei den Bakterien, Zeitschr. f. Hygiene Bd. V* 1888.
18) **Finkler und Prior**, *Forschungen über Cholerabakterien, Ergänzungshefte zum Centralblatt f. allgemeine Gesundheitspflege I* 1885.
19) **Fischer, A.**, *Die Plasmolyse der Bakterien, Ber. der Kön. Ges. der Wissensch., Mathphysik. Kl., Sitz am* 2. *März* 1891.
20) — — *Untersuchungen über Bakterien, Pringsheim's Jahrbücher Bd. XXVII* 1895 *Heft* 1.
21) **Frenzel**, *Ueber den Bau und die Sporenbildung grüner Kaulquappenbacillen, Zeitschr. f. Hygiene Bd. XI* 1891.
22) **Hansgirg, A.**, *Ein Beitrag zur Kenntnis von der Verbreitung der Chromatophoren und Zellkerne bei den Schizophyceen (Phycochromaceen), Ber. der Deutsch. botan. Gesellsch. Bd. VII* 1889 *p.* 31.
23) **Hieronymus**, *Beiträge zur Morphologie und Biologie der Algen, Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen Bd. V* 1892 *Heft* 3.
24) **Hueppe**, *Fortschritte der Medizin III* 1885 *No.* 19, *und Formen der Bakterien*, 1886.
25) **Klebs**, *in Allgemeine Pathologie Bd. I* 1887 *p.* 75.
26) **Koch, R.**, *Die Aetiologie der Milzbrandkrankheit, begründet auf die Entwickelungsgeschichte des Bacillus anthracis, Beiträge zur Biologie der Pflanzen Bd. II* 1876 *Heft* 2.
27) **Klein, L.**, *Ueber einen neuen Typus der Sporenbildung bei den endosporen Bakterien, Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. VII* 1889.
28) **Lankester, Ray**, *Further observation on a peach-coloured Bacterium, Bacterium rubescens, Quart. Journ. of micr. sc. New Series Vol. XVI* 1876.
29) **Migula, W.**, *Ueber den Zellinhalt von Bacillus oxalaticus Zopf, Arbeiten aus dem bakt. Inst. d. Techn. Hochsch. zu Karlsruhe Bd. I* 1894 *Heft* 1.
30) **Müller, Chr.**, *Chemisch-physikalische Beschreibung der Thermen von Baden in der Schweiz, Baden* 1870.
31) **Müller, Leo**, *Beitrag zur Unterscheidung zwischen Typhusbacillus und Bacterium coli commune, Arbeiten aus dem bakt. Inst. der Techn. Hochsch. zu Karlsruhe, Bd. I* 1894 *Heft* 1.
33) **Nadson**, *Ueber den Bau des Cyanophyceenprotoplasten, Petersburg* 1895. [*Russisch mit deutschem Resumé.*]
34) **Neisser**, *Versuche über die Sporenbildung, Zeitschr. f. Hygiene Bd. VI Heft* 2.
35) **Nencki und Schaffer**, *Ueber die chemische Zusammensetzung der Fäulnisbakterien, Beiträge zur Biologie der Bakterien von M. Nencki* 1880.
36) **Palla, E.**, *Beitrag zur Kenntnis des Baues des Cyanophyceen-Protoplasts, Pringsheim's Jahrbücher XXV* 1893 *Heft* 4.
37) **Protopopoff**, *Sur la question de la structure des bactéries, Annales de l'Institut Pasteur* 1891 *p.* 332.

38) **Schewiakoff**, *Ueber einen neuen bakterienähnlichen Organismus des Süßwassers, Heidelberg* 1893.
39) **Schmitz**, *Resultate seiner Untersuchungen über die Zellkerne der Thallophyten, Sitzungsberichte d. Niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde* 1879.
40) — — *Untersuchungen über die Struktur des Protoplasmas und der Zellkerne der Pflanzenzellen, ebenda* 1880.
41) **Schottelius, M.**, *Beobachtung kernartiger Körper im Innern von Spaltpilzen, Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk. Bd. IV* 1888 *No.* 23.
42) **Schröter, J.**, *Ueber einige durch Bakterien gebildete Pigmente, Beiträge zur Biologie Bd. I* 1872 *Heft* 2.
43) **Scott**, *On nuclei in Oscillaria and Tolypothrix, Linn. Soc. Journ. of Botany Vol. XXIV* 1887.
44) **Sjöbring, Nils**, *Ueber Kerne und Teilungen bei den Bakterien, Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk. Bd. XI* 1892 *p.* 65.
45) **van Tieghem**, *Observations sur des Bactériacées vertes, sur des Phycochromacées blanches et sur les affinités de ces deux familles, Bull. de la Soc. botanique de France T. XXVII* (1880) *p.* 174.
46) **Trambusti, A.** und **Galeotti, G.**, *Neuer Beitrag zum Studium der inneren Struktur der Bakterien, Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk. Bd. XI* 1892 *p.* 717.
47) **Vincenzi, L.**, *Sulla constituzione chimica del bacillus subtilis, Arch. p. l. scienze med. Vol. XI* 1887 *p.* 133.
48) **Wager, H.**, *On a nuclear structure in the Bacteria, Annal. of Botany Vol. V* 1891 *p.* 513.
49) **Wahrlich, W.**, *Bakteriologische Studien, Scripta botanica, Petersburg* 1890/91.
50) **Warming, Eug.**, *Om nogle ved Danmarks Kyster levende Bakterier, Kjöbenhavn* 1876.
51) **Wille**, *Ueber die Zellkerne und die Poren der Wände der Phycochromaceen, Ber. der Deutsch. botan. Gesellsch. Bd. I* 1883 *p.* 243.
52) **Winogradsky**, *Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Bakterien Heft* 1, 1888.
53) **Zacharias, E.**, *Ueber die Zellen der Cyanophyceen, Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch. Bd. VII* 1889 *p.* (31).
54) — — *Ueber den Zellinhalt der Cyanophyceen, Bot. Ztg.* 1890.
55) — — *Ueber Valerian Deinega's Schrift „Der gegenwärtige Zustand unserer Kenntnisse über den Zellinhalt der Phycochromaceen", Bot. Ztg.* 1891.
56) — — *Ueber die Zellen der Cyanophyceen, Bot. Ztg.* 1892.
57) — — *Beiträge zur Kenntnis des Zellkerns und der Sexualzellen, Bot. Ztg.* 1887.
58) **Zuckal**, *Ueber den Zellinhalt der Schizophyten, Sitzungsber. der K. Akad. d. Wissensch. Wien, Math.-naturwiss. Klasse Bd. CI Abt. I Februar* 1892.

§ 3. Bewegung und Bewegungsorgane.

a) Geschichtliches.

Wenn man zunächst ohne Rücksicht auf die Funktion derjenigen Organe der Bakterienzelle, welche man heute allgemein als Geißeln bezeichnet, die Geschichte ihrer Entdeckung und Beobachtung verfolgt, so knüpft sich dieselbe wiederum an den Namen EHRENBERG. Die Beweglichkeit der Bakterien war zwar gleichzeitig mit ihnen selbst von LEUWENHOEK entdeckt worden, aber erst in seinem 1838 erschienenen Werke, Die Infusionstierchen (12), vermochte EHRENBERG bei zwei heute zu den Bakterien gestellten Organismen, dem Bacterium triloculare und der Ophidomonas jenensis, sehr zarte „Rüssel" an den Polen zu beobachten. Der erste Organismus ist seiner Natur nach freilich zweifelhaft; ein Wiedererkennen desselben ist nicht mehr möglich, und seine Zugehörigkeit zu den Bakterien ist wohl auch nicht ganz zweifellos. Aber die zweite Art ist nicht nur von EHRENBERG so gut beschrieben, sondern auch später abgebildet worden (13), und zwar in einer Weise, daß sie nicht zu verkennen ist und später von BÜTSCHLI (6) und auch von mir wieder aufgefunden wurde. Auch bei Monas Okenii bildet EHRENBERG eine

Geißel an einem Pol ab, dagegen nicht bei Ophidomonas sanguinea (Fig. 10, Taf. III).

Im Jahre 1872 (8, p. 180) fand COHN bei Spirillum volutans Geißeln und zwar an jedem Pol eine sehr lange Geißel, die er auch in peitschenförmiger Gestalt abbildet. Er betont ebenso wie EHRENBERG die Möglichkeit, daß auch bei den anderen Bakterien noch Geißeln gefunden werden könnten. In einer zweiten Arbeit (9) beschreibt COHN die Geißeln von Ophidomonas sanguinea; er fand nur eine Geißel an einem Pol, bei der Teilung nahestehenden Individuen an jedem Pol eine. Er giebt aber an, daß WARMING an einem Ende auch 2, selbst 3 Geißeln beobachtet habe. Auch bei Monas Okenii, ebenso bei Monas Warmingii und Rhabdomonas rosea fand COHN je ein polare Geißel und stellte gleichzeitig fest, daß sie bei der letztgenannten Art am hinteren Pol steht und also dem Körper gewissermaßen nachgeschleppt wird.

Im gleichen Jahre wurde von DALLINGER und DRYSDALE (10) je eine polare Geißel bei Bacterium Termo beobachtet. Sie schieben allerdings COHN die unrichtige Behauptung zu, Ophidomonas jenensis mit Spirillum volutans identifizieren zu wollen, können aber auch bei der letzteren Art das Vorhandensein einer Geißel bestätigen. Die Entdeckung der Geißeln bei Bacterium termo gelang erst bei einer Vergrößerung von 3700 und nur bei völlig ruhig liegenden Zellen.

Im folgenden Jahre veröffentlichte WARMING seine Arbeit über einige an der Küste von Dänemark lebende Bakterien (44), in welcher eine größere Anzahl Bakterien mit Geißeln (meist rote Schwefelbakterien) abgebildet und beschrieben werden.

An ungefärbten, am Deckglase angetrockneten Präparaten wurde die Geißel von KOCH 1877 nachgewiesen und zwar durch ein damals zuerst mit Erfolg in die Bakteriologie eingeführtes Hilfsmittel, durch die Photographie (22). Ferner bildet er zwei polar begeißelte Stäbchenbakterien ab, von denen er das eine für den Bacillus subtilis hält, während er das andere mit sehr langen Geißeln versehene Bacillus tremulus nennt. Daß er im ersten Falle den echten Bacillus subtilis nicht vor sich hatte, ist zweifellos, denn derselbe besitzt diffuse Geißeln. Mit KOCH's Photographie der Geißeln war der unzweifelhafte Nachweis von dem Vorhandensein dieser Organe geliefert; die objektive photographische Platte ist für skeptische Naturen ein besserer Beleg des Beobachteten als die immer subjektive Zeichnung des Beobachters. Als was die gefundenen Organe aber zu deuten waren, das wurde mit ihrem Nachweis freilich noch nicht entschieden, und die Meinungen waren noch lange darüber geteilt — und sind es zum Teil vielleicht heute noch. KOCH gab schon damals ein besonderes Verfahren an, die Geißeln zu färben und dadurch besser sichtbar zu machen. Er verwendete eine gesättigte wässerige Lösung des Extractum campechianum, welche, um für die Aufbewahrung der gefärbten Geißelpräparate geeignet zu sein, später in den gefärbten Geißeln mit Chromsäure gefällt werden muß.

Mit dieser Entdeckung KOCH's war das Prinzip der Geißelfärbung gegeben, und wenn seine Methode auch keine allgemein anwendbare war und nur bei wenigen Organismen zufriedenstellende Resultate lieferte, so bildete sie doch den Ausgangspunkt für die spätere Entwickelung der Geißelfärbung.

Merkwürdigerweise wurde in den nächsten Jahren, wo freilich das Interesse der Bakteriologen nach anderen Richtungen gelenkt wurde, nicht im geringsten an der Vervollkommnung dieser Methode gearbeitet, und erst 1888 veröffentlichte NEUHAUS (32) eine Modifizierung des KOCH'schen Verfahrens. Er führte als Beize und Färbemittel das Kochen der Deckglaspräparate auf schwarzer Kaisertinte ein, wodurch sich die Bakterien tief schwarz färben und auch die Geißeln gefärbt erscheinen. Doch gelang es auch so noch nicht, bei allen beweglichen Bakterien Bewegungsorgane sichtbar zu machen, namentlich die so sehr beweglichen Organismen der Cholera verhielten sich diesem Verfahren gegenüber indifferent. Dagegen gelang es ihm in Präparaten aus alten Bouillonkulturen, die auf diese Weise schwarz gefärbt waren, durch Photographie an 2 Choleravibrionen Geißeln in Form gekrümmter Fäden nachzuweisen, die dem Auge unter dem Mikroskop unsichtbar blieben (31).

Im Gegensatz zu den meisten Forschern, welche sich mit diesen Fragen beschäftigten, besonders gegenüber den Angaben von NEUHAUS, behauptete DOWDESWELL (11), daß er die Geißeln stets an gefärbten Deckglaspräparaten gesehen habe, wenn dieselben bei dem Licht einer Petroleumlampe betrachtet wurden und nicht in Canadabalsam, sondern in Kaliumacetat lagen. Ich selbst kann diese Angaben nicht bestätigen; man glaubt zuweilen, namentlich wenn man erst einmal die Geißeln an den betreffenden Bakterien in gut gefärbten Präparaten, die nach der LÖEFLER'schen Methode hergestellt sind, gesehen hat, solche Gebilde auch in ungefärbten oder in gewöhnlicher Weise gefärbten Präparaten wahrzunehmen. Wie viel davon aber bei diesen unvollkommenen und unsicheren Wahrnehmungen einer leicht erklärbaren Sinnestäuschung zuzuschreiben ist, dürfte sich schwer entscheiden lassen.

Ein großer Fortschritt in der Geißelfärbung und in unserer Kenntnis von den Geißeln überhaupt wurde durch LÖFFLER (24) erreicht, indem er nach Beizung mit Tinte eine stark färbende, schwach alkalische Anilinwassergentianaviolettlösung zur Anwendung brachte. Von besonderer Bedeutung ist dabei, daß er bei einer Anzahl von Organismen große Verschiedenheiten in der Begeißelung nachweisen konnte. Bei den gekrümmten Bakterien konnte er zunächst unterscheiden zwischen den längeren, starke Schrauben bildenden mit mehreren polaren Geißeln, welche allerdings durch zopfartiges Zusammendrehen wie eine einzige Geißel erscheinen können, und zwischen den kommaförmigen Arten, welche nur eine einzige, wellig gekrümmte polare Geißel haben. Bei Micrococcus agilis fand er sehr lange, feine Geißeln. Bei Bacillen konnte er polare Geißeln von verschiedener Ausbildung nachweisen, jedoch gelang ihm der Nachweis nicht bei allen, namentlich nicht bei Typhusbacillen; doch traten bei Verwendung gewisser Beizen an jenen eigentümliche Bildungen auf, welche sich in seiner späteren Arbeit thatsächlich als die Geißeln der Typhusbacillen erwiesen.

In seiner zweiten Arbeit (25) giebt er als Beize eine Mischung von 5 ccm kalt gesättigter Ferrosulfatlösung mit 10 ccm 20-proz. Tanninlösung und 1 ccm alkoholischer oder wässeriger gesättigter Fuchsinlösung an. In dieser Form soll die Beize jedoch nur für einige Arten brauchbar sein, die meisten Bakterien bedürfen, um die Geißeln bei der Färbung schön hervortreten zu lassen, noch eines

Zusatzes verschiedener Mengen von 1-proz. Natronlauge oder einer auf diese eingestellten Schwefelsäure, welche tropfenweise zugefügt werden. Auf die richtige Bemessung des Säure- resp. Alkalizusatzes legt er ein besonderes Gewicht. Mit dieser Beize gelang es ihm nun in der That, bei allen Bakterien ohne Ausnahme, sobald sie nur überhaupt beweglich waren, Geißeln mit vorzüglicher Deutlichkeit nachzuweisen. Es war also durch die LÖFFLER'sche Methode das Problem der Geißelfärbung in zufriedenstellender Weise gelöst und damit ein gewisser Abschnitt in der bakteriologischen Technik abgeschlossen.

Die Ansichten über die Natur dieser Gebilde, die man jetzt mit der LÖFFLER'schen Methode so verhältnismäßig leicht an allen beweglichen Bakterien nachweisen kann, sind von jeher auseinandergegangen. und ihre Bedeutung als Bewegungsorgane wird vielleicht auch heute noch manchem Botaniker nicht ganz unbestritten erscheinen. Haben doch lange genug die Geißeln bei den Schwärmzellen der Algen für manche Forscher nur eine passive Rolle bei der Bewegung gespielt.

Nach NÄGELI's Anschauung (30) sind die Geißeln bei diesen Zellen nicht die Ursache der Bewegung, sondern diese wird durch Endosmose und Exosmose bewirkt. Und für die bei den Bakterien beobachteten Geißeln nimmt er jedenfalls ein Gleiches an. EHRENBERG, COHN, KOCH, DALLINGER und DRYSDALE zweifelten nicht an dem aktiven Bewegungsvermögen der von ihnen beobachteten Gebilde. Erst VAN TIEGHEM (46) hegt eine entgegengesetzte Anschauung. Er ist der Ansicht, daß die Geißeln überflüssige Anhängsel seien, die nur passiv bei der Bewegung der Zelle mit bewegt würden, und daß die Bewegungen durch Kontraktionen des gesamten Zellinhaltes erfolgten. Dafür führt er — von dem Gedanken einer Cellulosemembran bei den Bakterien ausgehend — als Gründe an, daß sich diese Gebilde ähnlicher der Membran als dem Plasma verhalten und sich nicht durch die Farbstoffe, welche von dem Bakterienplasma begierig aufgenommen werden, färben lassen, ferner, daß sie auch bei sehr vielen beweglichen Formen nicht beobachtet wurden, während sie bei unbeweglichen Zuständen vorkommen können. Diesen Argumenten schließen sich DE BARY (2) und HUEPPE (18) an, während sie jedoch andererseits die Möglichkeit offen ließen, daß der Bewegung mancher Formen, z. B. der von ZOPF (48) beobachteten Schwärmer von Cladothrix, echte bewegliche Cilien dienen. KURTH (23) hatte das Vorhandensein von echten Geißeln bei Bakterien deshalb als unwahrscheinlich bezeichnet, weil er auch lange, bewegliche Fäden beobachtete, und von der Ansicht ausgehend, daß die fraglichen Gebilde nur an den Polen ständen, bezweifelte er die Möglichkeit, daß die an den beiden Polen angehefteten Bewegungsorgane imstande sein könnten, auch längere Fäden in Bewegung zu versetzen.

Mit LÖFFLER's Nachweis des allgemeinen Vorhandenseins von Geißeln bei beweglichen Arten und dem eingehenderen Studium dieser Gebilde sind die gegen ihre Geißelnatur gemachten Einwände hinreichend widerlegt.

In einer eingehenden Weise beschäftigt sich ALFRED FISCHER mit den Bakteriengeißeln (15), wodurch unsere Kenntnis derselben nach verschiedenen Richtungen in sehr erheblicher Weise gefördert

wurde. Auf die Ergebnisse dieser Arbeit wird noch an verschiedenen Stellen zurückzukommen sein, hier sei nur folgendes hervorgehoben. Die Untersuchungen erstreckten sich auf Stäbchen und Schrauben, sowie auf die Schwärmzellen von Cladothrix. Bei unbeweglichen Bakterienarten sind Geißeln nicht nachzuweisen. Daß bei beweglichen Individuen die Geißeln oft sehr schwer nachzuweisen sind, liegt an der Präparation, insbesondere an der Aenderung in der Konzentration der Flüssigkeit; denn um möglichst klare Geißelpräparate zu erhalten, ist es nötig, eine verhältnismäßig große Verdünnung durch Wasser herbeizuführen. FISCHER untersuchte auch die Verhältnisse, unter denen ein Abfallen der Geißeln, ferner die Auflösung derselben etc. stattfindet. Eine besondere Aufmerksamkeit richtete er auf die Beziehungen zwischen Protoplasma und Geißeln, und seine Beobachtungen an plasmolysierten Bakterienzellen sind in dieser Hinsicht von hervorragender Wichtigkeit. Er fand, daß sich auch plasmolysierte Bakterien zu bewegen vermögen, selbst dann noch, wenn der Protoplast sich nahezu vollständig von der Wand losgelöst hatte, und schließt hieraus, daß die Substanz der Geißeln eigenes Leben und eigene Kontraktilität besitzt, deren Bewegung unabhängig vom Protoplasma geschieht, obwohl sie mit demselben wahrscheinlich in Kontakt stehen.

Nach diesen Untersuchungen FISCHER's kann die Natur der Geißeln als echter Bewegungsorgane und ihre Verwandtschaft mit den entsprechenden Gebilden der Flagellaten, noch mehr aber der Ciliaten keinem Zweifel unterliegen, und der Versuch FISCHER's, die Geißeln zur Systematik der Bakterien heranzuziehen, ist ein völlig berechtigter. Wenn HUEPPE noch neuerdings daran festhält, die Verhältnisse der Geißelbildung als zu wenig bekannt hinzustellen, um sie zur Systematik verwenden zu können (19), weil manche Arten unter Umständen bald beweglich, bald unbeweglich sind, so scheint mir dies mehr in einer zu großen Vorliebe für die Arthrosporen, als in einer Unterschätzung der Bedeutung der Geißeln seinen Grund zu haben.

b) Methoden des Nachweises der Geisseln.

Nur in den seltensten Fällen und ausschließlich bei den größten Formen der Bakterien wird man in der Lage sein, die Geißeln an den lebenden Zellen ohne irgend welche Präparation unter dem Mikroskop, soweit seine Vollkommenheit gegenwärtig reicht, zu beobachten. Nur wenig leichter sind sie an angetrockneten Individuen zu sehen, und ebensowenig reichen die sonst in der Bakteriologie angewandten Färbemethoden zu ihrer Sichtbarmachung aus. Man hat sich deshalb schon vor längerer Zeit, da man das Vorhandensein von besonderen Bewegungsorganen bei den beweglichen Bakterien vermuten mußte, mit der Herstellung besonderer Beizen beschäftigt, ohne jedoch ein zufriedenstellendes Resultat zu erhalten. Nachdem die Versuche von KOCH und NEUHAUS nur eine beschränkte Anwendbarkeit ihrer Methoden ergaben, und auch das von LÖFFLER in seiner ersten Arbeit mitgeteilte Verfahren noch immer keine vollkommene Lösung der Aufgabe brachte, wurde dies schließlich durch eine wesentlich veränderte Art der Beizung erreicht, die LÖFFLER in seiner zweiten Arbeit (25) publizierte.

LÖFFLER stellte sich eine Beize aus 10 ccm einer 20-proz. Tannin-

lösung und 5 ccm einer kalt gesättigten Ferrosulfatlösung her, welcher noch 1 ccm einer gesättigten wässerigen oder alkoholischen Lösung von Fuchsin (oder Gentianaviolett etc.) zugefügt wurde. Für einige Bakterien war die Beize in dieser Form brauchbar und ergab bei nachheriger Färbung mit Anilinwasserfuchsin gute Resultate; für die meisten Bakterien war aber nach seinen Angaben eine Aenderung in der Reaktion der Beize notwendig, welche er dadurch erreichte, daß er tropfenweise eine 1-proz. Natronlauge oder eine auf diese eingestellte Schwefelsäure zufügte. Die Menge der zuzufügenden Säure oder Natronlauge, um das Optimum der Beizkraft zu erreichen, war nun für die verschiedenen Arten verschieden, für jede einzelne aber konstant. Hatte man also einen in seinem Verhalten bezüglich der Geißelfärbung noch nicht untersuchten Organismus vor sich, so mußte die passende Beize allerdings erst ausprobiert werden, die einmal gefundene Zusammensetzung war aber dann für denselben Organismus stets die gleiche. Die Beize wurde auf das vorsichtig fixierte Deckglaspräparat aufgetropft, bis die ganze Oberfläche halbkugelig bedeckt war, und dann $^1/_2$—1 Minute hindurch leicht über einer niedrigen Flamme erwärmt, aber nicht gekocht. Darauf wurde die Beize gründlich mit Wasser und einen Augenblick in absolutem Alkohol abgespült und das Deckgläschen mit Anilinwasserfuchsin (oder Gentianaviolett etc.) wieder eine Minute gefärbt.

Eine besondere Aufmerksamkeit wandte LÖFFLER der Herstellung der Deckglaspräparate zu. Die Reinigung der Gläschen wurde durch Erhitzen in konzentrierter Schwefelsäure und Entfernung derselben durch Alkohol-Ammoniak bewirkt. Die Kulturen sollen ganz jung, 5—8 Stunden alt sein und im Brütschrank gezüchtet werden. Das Bakterienmaterial soll in ganz dünner Schicht, mit gewöhnlichem Brunnenwasser verdünnt, auf die Deckgläschen aufgetragen und flach ausgebreitet werden.

Gleichzeitig mit LÖFFLER beschäftigte sich TRENKMANN (42) mit der Färbung der Bakteriengeißeln. Er brachte einen ganz kleinen Tropfen von spirillenhaltiger Flüssigkeit mit einem großen Tropfen destillierten Wassers zusammen auf ein Deckglas, breitete die Flüssigkeit aus und ließ sie eintrocknen. Dann wurde das Deckglas ohne Erhitzung für 2—12 Stunden in eine Lösung von 1 Proz. Tannin und $^1/_2$ Proz. Salzsäure gebracht und nach Abspülen für 1—4 Stunden in eine sehr verdünnte wässerige Anilinfarbstofflösung (z. B. 2 Tropfen Fuchsinlösung auf 20 ccm einer 1-proz. Karbolsäurelösung). An Stelle des Tannins verwandte TRENKMANN mit Erfolg auch Katechugerbsäure, in ähnlicher Weise auch Extractum campechianum. Er nahm ferner wahr, daß das Einlegen der Präparate in absoluten Alkohol sehr wesentlich dazu beiträgt, dieselben reiner erscheinen zu lassen, ohne daß dabei die Färbbarkeit der Geißeln leidet, daß dagegen ein Zusatz von noch so wenig Säure oder Alkali zum Alkohol die Färbbarkeit aufhebt, vermutlich wegen Lösung der zarten Gebilde.

In seiner zweiten Arbeit (43) waren ihm bereits die beiden LÖFFLER'schen Arbeiten bekannt. Er hält das Problem der Geißelfärbung damit für gelöst, glaubt aber, daß die LÖFFLER'sche Methode zu schwierig und kompliziert sei, um sich überall leicht anwenden zu lassen. An Stelle dieser Methode schlägt er eine andere vor, die meiner Ansicht nach noch komplizierter ist und weniger gute Resultate liefert. Er legt die präparierten Deckgläschen in eine Lösung von

2 Proz. Tannin und $^1/_2$—$^1/_4$ Proz. Salzsäure für 6—12 oder mehr Stunden, dann bringt er sie ungefähr für 1 Stunde in Jodwasser und nach gründlichem Auswaschen in eine schwache Gentianaviolettanilinwasserlösung. Da sich bei einigen Bakterien auf diesem Wege keine Geißeln sichtbar machen ließen, variierte er die Zusammensetzung der Beizlösung in verschiedener Weise bezüglich des Salzsäuregehaltes und gelangte damit zu guten Resultaten. Er schlägt deshalb vor, 3 Beizlösungen mit 1, 2 und 3 $^0/_{00}$ Salzsäure herzustellen. Ich will gleich hier erwähnen, daß es mir niemals gelang, mit diesen Beizen auch nur annähernd so schön und intensiv gefärbte Geißelpräparate zu erhalten, wie mit der LÖFFLER'schen Beize.

An die ursprünglich von LÖFFLER angegebene Methode der Geißelfärbung knüpfte sich nun eine ganze Anzahl von Modifikationen, welche von verschiedenen Seiten vorgeschlagen wurden, um die immerhin nicht ganz leichte und eine beträchtliche Uebung erfordernde Färbungsweise einfacher zu gestalten.

Für gewisse Organismen empfiehlt SCLAVO (40) ein anderes Verfahren der Geißelbeizung. Die Deckgläschen werden erst in Tannin, dann in Phosphorwolframsäure gebeizt und dann mit Anilinwasserfuchsin gefärbt. Die Methode ist aber durchaus keine universelle, sie läßt beispielsweise nach des Verfassers eigenen Angaben bei Typhus, coli commune, den Organismen der Cholera etc. im Stich, und auch bei den übrigen ist die Färbung bei weitem weniger intensiv als bei der LÖFFLER'schen Methode, soweit ich selbst Vergleiche angestellt habe.

Noch anders verfährt STRAUSS (41), indem er eine Färbung der Geißeln an lebenden Bakterien vornimmt. Er bringt einen Tropfen der 1—3 Tage alten Bouillonkultur mit einem Tröpfchen verdünntem Karbolfuchsin auf dem Objektträger zusammen und untersucht unter dem Mikroskop. Die Geißeln einzelner noch lebender Individuen färben sich nach meinen Beobachtungen erst direkt vor dem Tode der Zelle, wenn sie selbst bereits abgestorben sind. Die Färbung ist gering und durchaus undeutlich. Uebrigens ist diese Methode auch von STRAUSS selbst nur mit Erfolg bei Spirill. cholerae asiaticae, Metschnikowi und Finkleri angewendet worden.

Auch E. KLEIN (20) konnte ohne vorhergehende Beizung die Geißeln an Cholerabakterien nachweisen, wenn er die Flöckchen aus den Reiswasserstühlen in einem Gemisch von Anilinwassergentianaviolett und absolutem Alkohol färbte. Dagegen ließen sich in Kulturpräparaten nicht in dieser Weise die Geißeln nachweisen, woraus KLEIN schließt, daß in den Reiswasserstühlen selbst ein als Beize fungierendes Agens vorhanden sein müsse.

SAKHAROFF (39) fand bei der Untersuchung eines Cholerastuhles einen Bacillus (Bacillus asiaticus), der sich durch die Bildung sehr großer Zöpfe, wie sie von LÖFFLER für den Rauschbrandbacillus beschrieben worden sind, auszeichnet. Diese Geißelzöpfe bildet er aber nur in Gelatinekulturen, und Gelatine wird von ihm sehr energisch verflüssigt. Die Zöpfe sind auch in ungefärbtem Zustande zu sehen, nicht aber, wenn man die Deckgläschen nach der LÖFFLER-schen Methode behandelt, weil sich dann die unvermeidlich mit den Bakterien übertragene verflüssigte Gelatine so intensiv färbt, daß die Geißeln nicht hervortreten. Die letzteren färben sich schwerer als die Gelatine, und SAKHAROFF benutzte diese Eigenschaft, um die

Geißeln auch in gefärbten Präparaten sichtbar zu machen. An Stelle der LÖFFLER'schen Beize wandte er nur eine kalt gesättigte Ferrosulfatlösung an, welche $^1/_2$ Minute einwirkte. Bei darauf folgender Färbung erschienen die Geißeln ungefärbt auf gefärbtem Grunde. Umgekehrt konnte er die Geißeln gefärbt auf nur schwach gefärbtem Grunde darstellen, wenn er die Beize 5—10 Minuten einwirken ließ, rasch abspülte und mit Fuchsin nachfärbte. Aber das letztere Verfahren gelang nur bei besonderer Schnelligkeit des Eintrocknens der Bakterienschicht und schnellem und energischem Waschen nach der Beizung.

Eine bedeutende Vereinfachung des LÖFFLER'schen Verfahrens geben NICOLLE und MORAX an (33). Sie ließen zunächst jeden Zusatz zur Beize fort und erreichten stets bei Berücksichtigung einiger Abänderungen in der Beizung mit der weder angesäuerten noch alkalisch gemachten Beize bei allen Arten eine gute Färbung der Geißeln. Für die Art und Weise des Beizens und überhaupt der Darstellung der Geißelpräparate geben sie folgende Anweisung:

Ein Teil der Kultur wird in einem Uhrgläschen reichlich mit gewöhnlichem (nicht destilliertem) Wasser verdünnt und hiervon mittelst einer Pipette ein Deckgläschen völlig bedeckt. Die überflüssige Menge wird unter Neigung des Deckglases mit der Pipette wieder abgesaugt. Nach dem Trocknen wird ein großer Tropfen der Beize ohne vorherige Fixierung auf das Deckglas gebracht und 10 Sekunden bis zum Aufsteigen leichter Dämpfe über niedriger Flamme erhitzt. Dann wird die Beize sofort abgegossen und sauber mit Wasser abgespült. In derselben Weise wird die Beize noch 2—3 mal angewendet und dann mit ZIEHL'scher Fuchsinlösung eine viertel Minute unter ein- oder zweimaligem Erwärmen gefärbt.

Von Interesse sind ferner die Angaben, welche die Autoren über die Zahl der Geißeln verschiedener Schraubenbakterien machen. Sie fanden zunächst, daß die Individuen einer Cholerakultur, welche von einer indischen KOCH'schen Kultur abstammte, keine Beweglichkeit mehr zeigten und auch keine Geißeln erkennen ließen. Bei Cholerakulturen von Shanghai, Hamburg, Courbevoie, Angers, ferner bei „Finkler und Prior" fand sich nur an je einem Pol der Zellen eine Geißel. Ebenso war dies der Fall bei 5 aus der Seine isolierten Vibrionen und bei V. Deneke. Dagegen fanden sich 4 Geißeln und zwar je 2 an jedem Pol bei Cholerabakterien von Massauah, Calcutta und Paris.

Ich möchte an dieser Stelle anschließen, daß ich bei Cholerabakterien verschiedener Provenienz ebenfalls zuweilen mehrere Geißeln, bis 3 an einem Pol, beobachtet habe, und zwar während längerer Zeit in verschiedenen Kulturen fast regelmäßig. Später zeigten dieselben Kulturen wieder nur eine Geißel an jeder Zelle.

Der Umstand, daß die Verff. an beiden Polen bei der einen Gruppe Geißeln beobachteten, bei der anderen nur an einem, ist auf mangelhafte Untersuchung zurückzuführen; ältere, kurz vor der Teilung stehende Zellen besitzen sehr oft an beiden Polen Geißeln, während umgekehrt junge Zellen, die eben erst aus einer Teilung hervorgegangen sind, fast regelmäßig nur an einem Pole Geißeln tragen. Nur in ganz seltenen Fällen werden die Geißeln schon entwickelt, wenn die Zellen noch verbunden sind; es kommt dies bei anderen polar begeißelten Bakterienarten, die Neigung zur Fadenbildung be-

sitzen, vor, bei Cholerabakterien habe ich es niemals bemerkt. Der Umstand, daß die Verff. ihrer Arbeit keine Photogramme beigeben, läßt eine sichere Beurteilung nicht zu; denn die beigegebenen Zeichnungen sind wohl etwas schematisch.

In zwei Arbeiten teilt BUNGE (3, 4) seine Methode der Geißelfärbung mit. Er verwendet 3 Teile einer konzentrierten wässerigen Tanninlösung und 1 Teil einer Lösung von Liqu. ferr. sesquichlor. in 20 Teilen Wasser. Zu 10 ccm dieser Mischung wird 1 ccm konzentrierte wässerige Fuchsinlösung gesetzt. Diese Beize wird erst nach längerem, am besten wochenlangem Stehen an der Luft, brauchbar. Die Deckglaspräparate werden fixiert für $^1/_2$—1 Minute in 5-proz. Essigsäure getaucht und nach dem Abspülen getrocknet. Dann wird in der von NICOLLE und MORAX angegebenen Weise die Beize 2—3 mal angewendet, abgespült und getrocknet und mit Karbolgentianaviolett nachgefärbt. Nach dem Färben erfolgt noch ein $^1/_2$ bis 1 Minute langes Eintauchen der Gläschen in 1-proz. Essigsäure zur Entfärbung. BUNGE fand es zweckmäßig, Kulturen zu verwenden, die erst 24 Stunden im Brütschrank und dann 2 Tage bei Zimmertemperatur gewachsen waren. In einer dritten Arbeit (5) giebt er ein Mittel an, um die Beize sofort brauchbar zu machen. Er setzt zu der gerade für die anzufertigenden Präparate hinreichenden Beize so viel Wasserstoffsuperoxyd, bis die Beize braun wird, und filtriert direkt auf den Deckgläschen.

FISCHER (15, p. 82) verwendete bei seinen Untersuchungen eine Beize, die in folgender Weise hergestellt wurde: 2 g trockenes Tannin werden in 20 g Wasser aufgelöst und dieser Lösung 4 ccm Eisensulfatlösung (1:2) und 1 ccm alkoholische konzentrierte Fuchsinlösung zugefügt. Nach dem Vermengen der Bestandteile wird die Beize filtriert. Sie ist zu verwerfen, wenn nicht ein dickbreiiger voluminöser Filterrückstand verbleibt.

HESSERT (16) konnte die Geißeln verschiedener Bakterien färben, wenn er die vorsichtig (am besten mit konzentrierter alkoholischer Sublimatlösung) fixierten Deckgläschen ohne Anwendung von Beize für 30—40 Minuten (bei Cholerabakterien) in eine 10-proz. wässerige Verdünnung einer gesättigten alkoholischen Fuchsinlösung brachte und häufig darin erwärmte. Er bemerkt dabei, daß die Färbung zwar nicht so schön und intensiv wäre wie bei der LÖFFLER'schen Methode, aber doch hinreichend deutlich. Auch bei anderen Bakterien war die Methode verwendbar, nur mußte die Zeit der Färbung oft wesentlich verlängert werden. Bei dem Vibrio aquatilis hamburgensis (DUNBAR) und Bac. cyanogenus konnten jedoch auch bei längerer Einwirkung keine zufriedenstellenden Resultate erhalten werden, dagegen gelang es beim Typhusbacillus, bei B. coli commune und beim Vibrio Finkler-Prior.

Eine ganz andere Methode zum Nachweis der Geißeln schlug VAN ERMENGEM ein, indem er in den Geißeln einen Silberniederschlag hervorrief und sie hierdurch schwarz färbte (45). Er wendet zunächst ein „bain fixateur", bestehend in 1 Vol. 2-proz. Osmiumsäure und 2 Vol. 10—25-proz. Tanninlösung unter eventuellem Zusatz von 4—5 Tropfen Eisessig auf 100 ccm, an, um die Geißeln zu beizen. Diese Lösung wird auf die Deckgläschen aufgetropft und wirkt in der Kälte $^1/_2$ Stunde bei 50—60° nur 5 Minuten ein. Dann wird die Beize sorgfältig in Wasser und Alkohol abgespült und das Deck-

gläschen in das „bain sensibilisateur", eine 0,25—0,5-proz. Silbernitratlösung gebracht, aus welcher sie nach einigen Sekunden ohne Abspülen in das „bain réducteur et renforçateur" gebracht werden. Dieses besteht aus 5 g Acid. gallic., 3 g Tannin, 10 g Natr. acet. fus., 350 g Aqu. dest. Auch in dieser Lösung bleibt das Deckgläschen nur wenige Sekunden und wird ohne Abspülen in das „bain sensibilisateur" zurückübertragen, in welchem es so lange bleibt, bis sich die Lösung zu schwärzen beginnt. Das Silberbad muß während dieser Zeit in fortwährender Bewegung erhalten werden. Dann wird das Deckgläschen sorgfältig mit Wasser abgespült und untersucht. Der Nachweis der Geißeln gelingt bei allen Bakterien, und dieselben sollen schöner und vollkommener sein als bei Anwendung der LÖFFLER-schen Methode. In der That habe ich selbst mit dieser Methode sehr gute Resultate gehabt und möchte hier gegenüber der LÖFFLER-schen Methode noch den Vorzug hervorheben, daß die Präparate auch unter der Einwirkung des Lichtes nicht verblassen, sondern sich jahrelang unverändert halten. Indessen, trotzdem ich mich derselben jetzt seit 3 Jahren sehr häufig bedient habe, kann ich nicht behaupten, bessere Resultate, d. h. reinere und klarere Präparate als mit der LÖFFLER'schen Beize erhalten zu haben. Eine intensivere Färbung läßt sich sicher mit ihr erhalten, gleichzeitig werden aber auch die unvermeidlichen Niederschläge auf der Schicht dunkler und störender.

Die Methode der Beizung und Färbung selbst von Bakteriengeißeln ist gegenwärtig zu einer hohen Vollkommenheit gebracht, die den Anforderungen vollkommen genügt. Und doch gelingt es in gar vielen Fällen entweder überhaupt keine oder doch nur sehr mangelhafte Geißelpräparate von lebhaft beweglichen Bakterien zu erhalten, wie auch schon FISCHER hervorhebt. Nach FISCHER, dessen Angaben ich vollständig bestätigen kann, hat diese unliebsame Thatsache ihren Grund in der oft außerordentlich gesteigerten Empfindlichkeit der Bakteriengeißeln gegenüber Aenderungen in der Konzentration der Salze. Man ist ja, um klare Geißelpräparate zu erhalten, gezwungen, die mit der Nadel von der Agaroberfläche entnommene Bakterienmasse in verhältnismäßig viel Wasser zu bringen. Daß destilliertes Wasser in dieser Hinsicht schädigend wirkt, war schon von LÖFFLER beobachtet; aber auch gewöhnliches Wasser kann unter Umständen sehr nachteilige Folgen haben. Bei anaeroben Arten, namentlich bei Tetanus, kommt auch noch die schädliche Wirkung des Sauerstoffes in Frage; denn an der atmosphärischen Luft verlieren die anaeroben Bakterien um so eher ihre Beweglichkeit, je strengere Anaeroben sie sind. Der Verlust der Beweglichkeit ist aber nicht ausschließlich auf einen etwaigen, durch den Zutritt des Sauerstoffes herbeigeführten Starrezustand zurückführen, sondern häufig auch auf einen vollständigen Verlust der Geißeln. Denn es lassen sich die Geißeln nicht mehr nachweisen, sobald diese Bewegungslosigkeit eingetreten ist, sie haben sich aufgelöst, gleichgiltig ob eine Verdünnung mit Wasser vorher stattgefunden hatte oder nicht. (Beobachtet bei Bacillus tetani.) Daß die Geißeln in diesen Fällen thatsächlich verquellen und sich auflösen, sieht man leicht an den eigentümlichen, stellenweise noch sichtbaren verquollenen breiten Geißeln, die oft schon zu einer formlosen Masse aufgequollen sind und in diesem Zustande eine breite gefärbte Schicht um die Zelle bilden.

Die Frage, weshalb die Geißeln ein und derselben Bakterienart das eine Mal viel empfindlicher sind als sonst, läßt sich wohl dadurch beantworten, daß die Nährböden Verschiedenheiten aufweisen, welche für die Entwickelung der Bakterien gleichgiltig, für den Erfolg der Geißelfärbungen aber hervorragend wichtig sind. Insbesondere ist es eben die wechselnde Salzkonzentration. Das am meisten als Nährboden für Geißelfärbungen benutzte Agar-Agar enthält in dem sich ausscheidenden Kondensationswasser, welches sich nicht bloß am Boden des Reagensgläschens ansammelt, sondern auch auf der Agaroberfläche und überall fein verteilt zwischen dem erstarrten Agar befindet, eine verhältnismäßig konzentrierte Salzlösung, die sich bei längerer Aufbewahrung rasch weiter konzentriert.

Es handelt sich deshalb zunächst darum, die Konzentration der Salzlösungen möglichst zu verringern. Schon das Weglassen des Kochsalzes, was in den meisten Fällen ohne Schaden geschehen kann, ist zuweilen hinreichend, um bessere Geißelfärbungen zu erhalten. Ebenso ist es notwendig, das Agar überhaupt in verhältnismäßig viel Wasser zu lösen, obwohl man hier nicht gut unter 1 Proz. Agar herabgehen kann, ohne andere Mißstände herbeizuführen. Dann aber soll das Agar, welches in Reagensgläschen ausgegossen und sterilisiert ist, sofort zur Verwendung kommen, da durch Verdunstung sich die Konzentration der Salzlösung enorm rasch steigert.

Von sehr großer Bedeutung für das Zustandekommen guter Geißelfärbungen ist auch die Art und Weise, wie die Deckgläschen mit der bakterienhaltigen Flüssigkeit bestrichen werden. Es empfiehlt sich dabei, die an der Platinöse haftenden Bakterien zunächst nur in wenig Wasser zu bringen, damit die Aenderung in der Salzkonzentration keine zu große, plötzliche ist. Erst nachdem die Bakterien einige Zeit in dieser ersten Verdünnung gewesen sind, überträgt man sie in die zweite Verdünnung und zwar am besten in folgender Weise. Man bringt mit einer kleinen Oese von etwa $^1/_2$ mm Durchmesser aus sehr feinem Platindraht ein Tröpfchen Wasser auf das Deckgläschen und bringt hierzu ein noch kleineres Tröpfchen aus der ersten Verdünnung, streicht mit der feinen Oese sofort breit aus, und befördert das rasche Trocknen dadurch, daß man einen erwärmten Objektträger über das Deckgläschen hält. Das rasche Trocknen ist eine sehr wesentliche Bedingung für ein Gelingen der Geißelfärbung, wenn es sich um Bakterien mit sehr empfindlichen Geißeln handelt. Deshalb müssen auch die Tröpfchen sehr klein sein, damit die Flüssigkeitsschicht womöglich in wenigen Sekunden trocken ist. Unter Umständen ist es von Nutzen, wenn man dem zur Verdünnung benutzten Wasser etwa 1 Proz. Kochsalz oder Salpeter zusetzt; die Salze lösen sich in der Beize, ohne die Färbung wesentlich zu beeinträchtigen.

Damit hat man so ziemlich alles gethan, was man zur Vermeidung des Mißlingens von Geißelpräparaten bei empfindlichen Geißeln thun kann. Immer wird man jedoch auch dann noch nicht tadellose Geißelpräparate erhalten, denn es giebt Arten, welche nicht bloß in einzelnen Fällen, sondern stets so empfindliche Geißeln haben, daß ihre Sichtbarmachung mit großen Schwierigkeiten zu kämpfen hat. Hierher gehören beispielsweise alle geißeltragenden Coccaceen, auch der Tetanusbacillus und einige andere streng anaerobe Arten.

Unabhängig von diesen Verhältnissen tritt sehr häufig ein anderer

Uebelstand ein, der sich der Geißelfärbung hindernd in den Weg stellt. In den künstlichen Kulturen, die ja eigentlich niemals den natürlichen Bedingungen entsprechen, unter denen die Bakterien sonst leben, verlieren die Bakterien häufig ihre Beweglichkeit und zwar infolge von geringer oder überhaupt fehlender Geißelbildung. In anderen Fällen kommt es zwar zu einer Entwickelung von Geißeln, dieselben treten aber nicht in Wirksamkeit. In beiden Fällen wird ein Wechsel des Nährbodens, wie dies in einem der folgenden Kapitel auseinandergesetzt ist (Bildung und Verlust der Geißeln), oft freilich erst nach längerer Kultur, zu den gewünschten Resultaten führen.

c) Die Bewegung der Bakterien.

Die Bewegung der Bakterien ist eine sehr verschiedene und oft sogar für die einzelnen Arten charakteristische. So unterschied Koch nach der eigentümlich zitternden Bewegung einen Bacillus tremulus, der mit zwei polaren Geißeln, je eine an jedem Pol, abgebildet wird. Ich habe diesen Organismus, der vielleicht nur eine Sammelspecies darstellt, in früherer Zeit namentlich in faulenden Algenaufgüssen öfter beobachtet und ihn seiner auffallenden Bewegung wegen leicht von anderen Arten unterschieden. So bewegt sich Bacillus Megatherium in eigentümlich wackelnder Weise langsam und bedächtig, ohne sich jemals in ein beschleunigtes Tempo zu versetzen. Andere Arten stellen das gerade Gegenteil dar; die meisten fluorescierenden Pseudomonasarten schießen wie ein Pfeil durch das Gesichtsfeld, so daß man kaum imstande ist, dem entschwindenden Stäbchen zu folgen. Ohne Aufenthalt schwimmt es oft von dem einen Rande des Tropfens bis zu dem gegenüberliegenden, macht hier rasch Kehrt und beginnt seine Reise von neuem. Oft sieht man auch blitzartig hinschießende Stäbchen plötzlich, scheinbar ohne jeden äußeren Grund, anhalten und eine Zeitlang bewegungslos an einem Ort verweilen, um dann ebenso unvermittelt und plötzlich wieder davonzustürmen. Bei anderen wechselt die Bewegung zwischen geringerer und stärkerer Intensität und macht oft selbst stundenlangen Ruhepausen Platz.

Bei den meisten nicht allzu rasch schwimmenden Individuen kann man direkt beobachten, daß neben der Vorwärtsbewegung auch eine zweite Bewegung nebenherläuft; die beiden Pole des Stäbchens beschreiben Kreise, und während das Centrum des Stäbchens dieser Bewegung nicht folgt, werden von den beiden Zellhälften Kegel umschrieben, die mit der Spitze — im Centrum der Zelle — zusammenstoßen. Diese Bewegung wird vielleicht regelmäßig von allen beweglichen Bakterien ausgeführt. Sie ist aber nicht bei allen zu beobachten, teils weil bei manchen Arten die Schnelligkeit der Vorwärtsbewegung zu groß ist, teils weil bei manchen — den Schraubenbakterien — die Körperform in Verbindung mit der dritten Form der Bewegungserscheinung, der Drehung um die eigene Längsachse, die Beobachtung erschwert. Diese eigentümliche pendelnde Kreisbewegung der Stäbchenenden ist am besten bei den großen, sich langsam bewegenden Bacillen, namentlich bei dem schon erwähnten Bacillus Megatherium, bei Bacillus subtilis, sobald die Bewegung nicht besonders schnell ist, und bei Bacillus (=Pseudomonas) tremulus zu beobachten. Sie fällt bei den beweglichen Coccaceen mit der Achsendrehung zusammen.

Diese dritte Bewegungserscheinung, die Drehung um die eigene Achse, die wir kurz als Schraubenbewegung im Gegensatz zu der vorigen Pendelbewegung bezeichnen können, kommt allen beweglichen Bakterien ohne Ausnahme zu. Freilich ist sie nicht leicht zu beobachten, wenn es sich um sehr kleine Stäbchen oder gar um Kokken handelt.

Am besten erkennt man sie an den Schraubenbakterien und hier wieder an den größeren Spirillen, die sich oft recht langsam und gemächlich bewegen. An Spirillum volutans, das leider ziemlich selten zu sein scheint und sich auch Kulturversuchen gegenüber meist sehr hartnäckig verhält, lassen sich schon mit schwächeren Systemen (z. B. mit Zeiss' Apochromat 4 mm) die Schraubenbewegungen deutlich erkennen, weil der Zellinhalt nicht homogen ist, sondern stark lichtbrechende Körnchen enthält, durch deren scheinbare (bezüglich der Lage innerhalb der Zelle) Ortsveränderung sich die Drehung der Zelle selbst mit Leichtigkeit erkennen läßt. Es lassen sich überhaupt bei der Untersuchung der Schraubenbewegung mit Vorteil die großen beweglichen Bakterienarten des Sumpfwassers oder faulender Algen verwenden. Es siedeln sich nämlich sehr oft an ihnen kleinere Bakterienzellen an, die oft so fest haften, daß sie auch bei der raschesten Bewegung nicht im mindesten sich verschieben oder abgelöst werden. Diese anhaftenden Zellen oder auch zuweilen undefinierbare Körnchen eignen sich noch besser als die Körnchen des Zellinhalts zur deutlichen Erkennung der Schraubenbewegung. Wenn man Reinkulturen vor sich hat, so wird dies oft fast unmöglich; bei schneller Bewegung der Individuen geht es überhaupt nicht. Nur dann, wenn 2 oder mehr Stäbchen aneinander haften und Knickungen oder Biegungen an den Teilungsstellen besitzen, zeigt sich das Phänomen der Schraubenbewegung sehr schön und deutlich.

Es giebt aber gewisse Zustände in der Entwickelung der Bakterien, in denen sich zwar noch eine deutliche, wenn auch schwache Eigenbewegung der Zellen bemerkbar macht, aber eine Schraubenbewegung entschieden vollständig fehlt. Ich habe diese Erscheinung regelmäßig beobachtet, wenn Schwärmer zur Ruhe kamen, gleichgiltig ob dieselbe eine definitive oder nur eine vorübergehende war. Die Stäbchen bewegen sich dann noch eine Zeitlang zitternd hin und her, wobei freilich die Ortsveränderung meist gering ist, aber doch weit größer als bei Molekularbewegung. Mit dem Wiederbeginn einer lebhaften Bewegung tritt auch sofort wieder die Schraubenbewegung ein. Ein ausgezeichnetes Objekt für diese Erscheinung ist Bacillus Megatherium. Die an und für sich langsam beweglichen Stäbchen zeigen diese zitternde Bewegung schon stundenlang, ehe sie zur völligen Ruhe kommen, und wenn auch die Ortsveränderung oft kaum merbar ist, erreicht sie doch im Lauf der Zeit eine ganz beträchtliche Strecke. Niemals habe ich aber eine Bewegung ohne Schraubendrehung bei den eigentlichen Spirillen wahrgenommen, und dies scheint der einzige und ziemlich untergeordnete Unterschied in der Bewegung innerhalb der verschiedenen Bakterienfamilien zu sein. Ich habe mir wenigstens die größte Mühe gegeben, solche Unterschiede zu finden, um ohne die immerhin umständliche Geißelfärbung sofort die Gattung der beweglichen Bakterien feststellen zu können, doch war bisher außer der angegebenen für die Erkennung der Gattung absolut unbrauchbaren Verschiedenheit nichts weiter wahrzunehmen.

Daß die Bewegung der Bakterien durch die in neuerer Zeit bei allen beweglichen Zuständen entdeckten Geißeln bewirkt wird, dürfte heute wohl kaum noch ernstlich bestritten werden. Die frühere Anschauung, daß Kontraktionen des Zellinhaltes oder Diffusionsvorgänge diese Bewegung herbeiführten, ist an und für sich sehr unwahrscheinlich, wenn man die blitzartigen, von manchen Bakterien ausgeführten Bewegungen betrachtet. Man war zu solchen Annahmen gelangt, weil sich nicht bei allen beweglichen Bakterien Geißeln nachweisen ließen; jetzt aber, wo dieser Grund wegfällt, fehlt auch der Boden für jene Anschauungen. Es lassen sich aber auch direkte Beweise für die Funktion der Geißeln als Bewegungsorgane beibringen. BÜTSCHLI beobachtete bei festgeklemmten Individuen von Monas Okenii das lebhafte Schlagen der Geißeln, welches mit einer passiven Bewegung infolge der Bewegung des Körpers nicht zu vereinen ist. Ich selbst habe wiederholt bei Monas Okenii und namentlich bei Spirillum volutans Erscheinungen beobachtet, welche die Rolle der Geißeln außer Frage stellen. Bei einer Zelle der Monas Okenii war die Geißel bei der beginnenden Austrocknung zwischen einen hineingeworfenen Deckglassplitter und das Deckgläschen geraten und konnte sich nicht wieder befreien. Zuerst war das Schlagen des freien Geißelteiles so heftig, daß die Zelle hin und her geschleudert wurde, allmählich aber wurden die Bewegungen langsamer, und es ließ sich erkennen, wie sich die Bewegung von dem eingeklemmten Geißelende, soweit es sich überhaupt noch bewegen konnte, schraubenförmig bis zur Basis fortsetzte und sich die Zelle selbst erst bewegte, wenn diese von der Spitze der Geißel nach der Basis hin sich fortpflanzende Bewegung bis an die Zelle gelangt war. Diesen Vorgang sah ich an der einen Zelle sich wohl 30mal in kurzen Intervallen wiederholen, bis die fortschreitende Eintrocknung das Antrocknen der Geißel an das Deckglas bedingte, während die Zelle selbst noch eine Zeitlang von einer dünnen Flüssigkeitshülle umgeben und jedenfalls lebendig war; die Bewegung hatte aber mit dem Antrocknen der Geißel, welches plötzlich erfolgte, sofort aufgehört.

Bei Spirillum volutans ist die Bewegung oft eine so langsame, daß es wohl unter allen Bakterien das günstigste Objekt für die Beobachtung der Bewegungserscheinungen abgiebt. Die meisten Individuen besitzen an beiden Polen Geißeln; man trifft aber doch auch häufig solche, die nur an einem Pol scheinbar 1—3 sehr lange Geißeln tragen. Die wirkliche Zahl der Geißeln ist wohl stets eine größere, aber sei es daß dieselben bei der Bewegung sehr eng zusammenliegen, sei es daß einige stärkere dem Auge in ungefärbtem Zustande allein sichtbar werden, man bemerkt nur die angegebene Zahl und in den weitaus meisten Fällen sogar nur eine Geißel. Diese ist bei guten Oelimmersionen und starken Vergrößerungen sehr gut zu erkennen und bei schwacher Bewegung der Individuen leicht zu beobachten. Die Zellen schrauben sich abwechselnd vorwärts und rückwärts, oft ziemlich schnell, zuweilen aber auch so langsam, daß man jede Phase der Bewegung gut verfolgen kann. Hört die Bewegung nach einer Richtung hin auf, so kommt oft ein Augenblick der Ruhe, und ehe dann die Bewegung nach der entgegengesetzten Seite wieder beginnt, sieht man zuerst die Geißel in einer Weise in Aktion treten, welche über ihre Rolle gar keinen Zweifel läßt. Von der Spitze der Geißel

pflanzt sich nämlich eine deutlich schraubenförmige Bewegung nach der Basis zu fort und bewirkt erst mit dem Augenblick, wo sie den Körper des Spirillum berührt, eine Bewegung desselben. Ist die Ortsbewegung eine träge, so vergeht zwischen dem ersten und zweiten Impuls eine hinreichend lange Zeit, um auch die zweite von der Geißelspitze ausgehende Bewegung zu beobachten, welche nun schon eine raschere Bewegung der Zelle bewirkt. Diese **stets schraubenartig, nie wellenförmig** verlaufenden Bewegungen der Geißel folgen sich nun immer rascher, bis sie schließlich ineinander fließen und sich nicht mehr in einzelnen Impulsen äußern. Dementsprechend wird auch die Bewegung der Zelle immer rascher, bis schließlich wieder durch Nachlassen der Geißelbewegung auch ein Stillstand der Zelle herbeigeführt wird. Diese Vorgänge habe ich bei Spirillum volutans unzählige Male beobachtet und sie jedesmal, wenn nur die Bewegung langsam genug war, in derselben Weise sich abspielen sehen. Ein Zweifel über die Bedeutung der Geißel ist somit bei dieser Art wohl ausgeschlossen und eine Uebertragung dieser Verhältnisse auf andere bewegliche Bakterien gerechtfertigt.

Eine andere Erscheinung der Bewegung bei den Bakterien findet durch die Art der Geißelbewegung ebenfalls ihre Erklärung, nämlich die Drehung um die Längsachse. Bei Monas Okenii schien mir die Geißel schraubenartig sich fortpflanzende Bewegungen zu machen; aber ich war meiner Sache nicht gewiß, die Beobachtung war erschwert durch die unregelmäßige Bewegung, welche ihrerseits wieder durch die Einklemmung des Geißelendes bedingt war. Wahrscheinlich ist es in diesem Falle auch wirklich nicht zu einer vollständigen Schraubenbewegung gekommen. Bei Spirillum volutans dagegen konnte ich mit voller Sicherheit feststellen, daß die Bewegung der Geißel keine wellenförmige ist, sondern stets in Schraubenwindungen verläuft, was sich bei der Größe der Geißel und den ziemlich weiten Schraubenwindungen, die dieselbe beschreibt, mit hinreichend starken Vergrößerungen ohne besondere Schwierigkeit verfolgen läßt. Eine solche Schraubendrehung bringt dann natürlich eine Rotation des ganzen Körpers mit sich.

Soweit es sich um polar begeißelte Bakterienzellen handelt, ist die Erklärung der Bewegungserscheinungen ohne Schwierigkeit durch diese Beobachtungen zu geben. Weit verwickelter wird aber die Sache, wenn man dieselben Verhältnisse auf die Bacillen übertragen will, deren Körper oft auf der ganzen Oberfläche mit Geißeln besetzt ist. Hier kann die Geißelbewegung keine Schraubenbewegung sein, denn die Schraubenbewegung jeder Geißel würde sich naturgemäß auf den Bakterienkörper übertragen müssen und eine Drehung desselben um eine Achse bedingen, welche in der Verlängerung der Geißel läge. Da sich aber so viele verschiedene Achsen als Geißeln finden würden, würden sich die Bewegungen der Geißeln gegenseitig aufheben. Da aber dennoch eine Achsendrehung der Stäbchen stattfindet, könnte man annehmen, daß die an den Polen stehenden Geißeln berufen seien, dieselbe herbeizuführen. Wahrscheinlicher aber ist es, daß sowohl die Achsendrehung als die Vorwärtsbewegung bei diesen Bakterien durch Wellenbewegung herbeigeführt wird, was sich ohne Schwierigkeit erklären läßt, während dies bei den polar begeißelten Formen nicht der Fall sein kann. Hierdurch würde auch die Thatsache eine Erklärung finden, daß bei den Arten mit über den ganzen

Körper zerstreuten Geißeln eine Ortsveränderung ohne gleichzeitige Rotation vorkommen kann, während dies bei den Schraubenbakterien niemals beobachtet werden konnte. Beobachtet wurden übrigens die Bewegungen der Geißeln bei Bacillen noch nicht, und es ist mir auch bei den größten und mit den kräftigsten Geißeln ausgestatteten Formen niemals geglückt, die Geißeln an lebenden Individuen sicher zu erkennen. Was ich mitunter wahrgenommen zu haben glaube, war so unbestimmt und auf so kurze Momente beschränkt, daß es auch auf Täuschung zurückgeführt werden kann.

Auch bei den wenigen bisher bekannten beweglichen Coccaceen ist eine Beobachtung von Geißeln an lebenden Zellen bisher nicht erfolgt; ebensowenig lassen sich an einzelnen beweglichen Zellen Achsendrehungen wahrnehmen. Dagegen habe ich an Zellverbänden der Planosarcina agilis und mobilis deutlich langsame Rotationen der ganzen Pakete wahrgenommen; nur selten war die Drehung eine rasche, ähnlich derjenigen lebhaft beweglicher Goniumtäfelchen. Im übrigen weicht die Bewegung der Coccaceen nicht wesentlich von der anderer Bakterien ab; bei Micrococcus citreus agilis ist sie zuweilen ziemlich lebhaft, aber ein so rasches, blitzartiges Hin- und Herfahren, wie bei manchen Stäbchenbakterien, habe ich bei ihnen niemals beobachtet. Uebrigens sind gerade diese Organismen hinsichtlich der Intensität der Bewegung sehr variabel.

Von dem hier beschriebenen Typus der Bewegung weichen nun zwei Organismen völlig ab, Beggiatoa und Spirochaete. Die erstere wird allerdings mit größerem Recht den Schizophyceen zugeteilt, denn das physiologische Merkmal des Phycochrommangels allein kann nicht hinreichen, einen Organismus von den Algen zu trennen, der in seinem ganzen Bau mit den Oscillarien übereinstimmt und auch dieselbe Bewegungsart zeigt, von den eigentlichen Bakterien dagegen völlig verschieden ist. Es ist aber ein herkömmlicher Mißbrauch, bei der Einteilung der niederen Organismen physiologische Merkmale zu benutzen, und so muß diese Gattung hier berücksichtigt werden. Die Bewegung ist zunächst von der der übrigen Bakterien insofern verschieden, als sie keine eigentliche Schwimmbewegung ist, sondern nur stattfindet, wenn der Faden irgendwo feste Stützpunkte hat. Sie besteht zunächst ebenfalls in einer langsamen Vorwärtsbewegung, ferner in einer scheinbaren Wellenbewegung und drittens in der Bewegung eines Kegelpendels. Die scheinbare Wellenbewegung ist aber ebenfalls nichts anderes als eine mit Rotation um die Längsachse verbundene Schraubenbewegung. Hierzu kommt nun viertens eine den übrigen Bakterien fremde Flexilität des Körpers, welche bei Beggiatoa zwar nicht besonders groß ist, aber selbst an kurzen Fäden wahrgenommen werden kann.

Die Beggiatoafäden vermögen nicht frei zu schwimmen, sondern können nur an festen Substraten oder an der Oberfläche von Flüssigkeitsschichten umhergleiten. Sie stimmen darin so vollkommen mit den Oscillarien überein, daß man ebenso gut die Bewegung dieser beschreiben könnte. Es ist deshalb von vornherein wahrscheinlich, daß ihnen auch die Organe der Schwimmbewegung, die Geißeln fehlen werden, und in der That ist es nicht gelungen, auf irgend eine Weise Geißeln bei Beggiatoa oder Oscillaria sichtbar zu machen.

Die Angehörigen der Gattung Spirochaete zeichnen sich durch eine sehr lebhafte und in die Augen fallende Beweglichkeit aus, die

aber trotz ihrer scheinbar großen Verschiedenheit in allen wesentlichen Punkten mit der von Beggiatoa übereinstimmt; nur die Intensität der Bewegung ist verschieden und die Flexilität des Körpers ist bei Spirochaete viel bedeutender. EHRENBERG hat dieselbe schwimmen sehen (p. 83) — „schwamm auch, sich schlängelnd wie ein Aal" — was von späteren Beobachtern nicht erwähnt wird, soweit mir die Litteratur bekannt ist. Für die Bewegung von Spirochaeta plicatilis giebt PERTY (34, p. 126) eine sehr anschauliche Beschreibung:

„Dieses einem langen, spiralgewundenen Faden gleichende Geschöpf windet sich im Tropfen ungemein lebendig, wie eine Schlange oder Naide, streckt und ringelt sich. Eines hob, sich mehr gerade streckend, das eine Ende, etwa ein Fünfteil des Ganzen, wie eine Schlange in die Höhe, damit herumsuchend und tastend und zugleich vorwärtsstrebend, wobei alsobald Fortrücken der ganzen zu Boden liegenden Spirale erfolgte. Nun senkte sich das erhobene Ende zu Boden und im selben Augenblick war es, als liefe etwas rückwärts durch die ganze Spirale an deren anderes Ende; sogleich wie jenes rücklaufende Prinzip an diesem Ende angekommen war, erhob sich dasselbe ganz wie früher das entgegengesetzte, suchte, tastete, und auf seinen Impuls setzte sich die ganze Spirale in der vorigen mehr oder minder oft diametral entgegengesetzten Richtung in Bewegung, wobei das zunächst vorher thätig gewesene Ende so passiv dem Impuls folgte, wie alle übrigen Teile der Spirale. Auf diese Weise wechselte in einer halben Stunde die Polarität regelmäßig wohl 60—70 mal und sprang von einem Ende auf das andere über, die ganze Spirale folgte passiv dem jedesmal von einem der Enden gegebenen Antrieb, und so rutschte das seltsame Wesen schnell im Tropfen herum. Schwimmen, wie EHRENBERG, sah ich es nicht, vielleicht weil das Wasser sehr seicht war."

COHN giebt eine etwas andere Beschreibung der Bewegung von Spirochaeta plicatilis (7, p. 25). Meine eigenen Beobachtungen stimmen mit den Angaben COHN's so vollkommen überein, daß ich die letzteren hier anführe, weil sie für die Beurteilung der Bewegungsart und der systematischen Stellung dieser eigentümlichen Gattung von besonderer Bedeutung sind:

„Ich habe die Spirochaete häufig unter Oscillarien, insbesondere in stehendem Wasser des botanischen Gartens gleichzeitig mit mehreren Arten der Gattung Spirulina beobachtet; sie gleicht einem einfachen, etwa $^1/_{1000}$‴ im Durchmesser haltenden, bis $^1/_{10}$‴ langen Faden, der sich nach allen Richtungen hin lebhaft schlängelt; bei genauerer Betrachtung erkennt man jedoch, daß dieser Faden ähnlich einer eng gewundenen Sprungfeder aus zahlreichen, dicht bei einander liegenden Schraubengängen besteht, die man nur wegen der raschen Bewegung und Kleinheit leicht übersieht. Wo die Spirochaete in Massen vorkommt, da ist ihre Bewegung ein äußerst fesselndes Schauspiel, da jeder Schraubenfaden in jedem Augenblick mit der größten Lebhaftigkeit seine Gestalt ändert. Bald schlängelt sich der Faden ähnlich einer Anguillula, jetzt vorwärts, jetzt, die Richtung umkehrend, rückwärts, nach allen Seiten hin; jetzt schlägt sich derselbe zu einem Ringe zusammen, indem sich das Vorderende um das Hinterende herumschlingt, und dieser Ring ist in beständiger Drehung um seine Achse begriffen, ohne von der Stelle zu kommen, indem das Vorder-

ende immer in der Peripherie des Kreises vorausläuft, das hintere ihm folgt; jetzt löst sich der Ring wieder auf, das eine Ende streckt sich gewaltsam aus, und nun schlängelt sich der Faden da- oder dorthin; eine größere Anzahl verwirrt sich durcheinander und wickelt sich wieder auseinander, andere klettern sich schlingend an Algenfäden auf und ab. DUJARDIN giebt an, daß bei Spirochaete die Länge des Spiralfadens zu bedeutend sei, als daß derselbe sich um seine Achse drehen könnte, wie dies bei Spirillum der Fall ist. Diese Behauptung ist jedoch unrichtig. In allen diesen so energischen und mannigfaltigen Bewegungen beruht die Ortsveränderung auf einer ununterbrochenen, aber überaus raschen Drehung des Schraubenfadens um seine Längsachse, durch die derselbe sich rastlos abwechselnd vorwärts oder rückwärts schraubt. Manchmal wird die Bewegung des Fadens langsamer und dann scheint es, als ob das eine Ende in raschem Wachstum begriffen wäre, indem vor den Augen des Beobachters eine Schraubenwindung nach der anderen hinzukommt; betrachtet man gleichzeitig das andere Ende, so sieht es aus, als würde dieses eingezogen; eine Windung verschwindet nach der anderen. Bald darauf ändert sich das Verhältnis; das eben zunehmende Ende wird kürzer und kürzer, das entgegengesetzte wächst mit unglaublicher Schnelligkeit. Alles dieses ist aber nur eine optische Täuschung, wie sie jede Schraube, welche rasch nach einer bestimmten Richtung gedreht wird, an ihren beiden Enden hervorruft. Auch bei den um sich selbst kreisenden Spirochaeteschlingen beruht das Moment der Bewegung nur auf einem äußerst raschen Vorwärtsschrauben, das von Zeit zu Zeit in der Richtung umsetzt und zu dem eine undulierende gewaltsame Beugung und Schlängelung, welche über die ganze Länge des Fadens fortschreitet, hinzutritt. Die Geschwindigkeit der Bewegung ist übrigens sehr ungleich; nicht selten ruht sie ganz, und ich habe an Nitellen und anderen Algen einigemal unbewegliche, farblose Schraubenfäden zum Teil in ganzen Gewirren angeheftet gesehen, welche ich nach Gestalt und Größe als einen ruhenden Entwickelungszustand von Spirochaeta plicatilis betrachten muß."

Die Bewegung wird also bei Spirochaeta plicatilis — und analog verhalten sich die übrigen bekannten Arten dieser Gattung — nicht allein durch eine Drehung um die Längsachse, ein Vorwärtsschrauben bewirkt, sondern im Gegensatz zu allen anderen bekannten Bakterien durch eine sehr ausgiebige und lebhafte Flexilität des ganzen Körpers. Wäre die Beobachtung EHRENBERG's richtig, daß die Spirochaeta plicatilis schwimmen kann, so würde man vielleicht auch bei ihr Geißeln zu erwarten haben. Aber von den späteren Beobachtern ist das Schwimmen entweder nicht beobachtet worden, oder sie haben es wenigstens nicht erwähnt. Ich selbst habe es ebenfalls niemals wahrgenommen, trotzdem ich viel Mühe darauf verwendet habe, weil ich die Ansicht hegte, daß sich bei Spirochaete Geißeln finden müßten, und dadurch das Schwimmen natürlich zu erwarten war. Aber ebensowenig wie der Nachweis von Geißeln wollte mir die Beobachtung des Schwimmens glücken. Ich habe sie im hängenden Tropfen und in verhältnismäßig dicken Flüssigkeitsschichten zwischen Deckglas und Objektträger untersucht, immer aber waren die Bewegungen, abgesehen von der Lebhaftigkeit, genau dieselben wie bei Spirulina. Bei dieser Alge ist ein Schwimmen zuverlässig nicht vorhanden; ich habe sie in verschiedenen Arten sehr oft und zum Teil in ausge-

zeichneter Reinheit beobachtet und mit aller Sicherheit wahrgenommen, daß ein eigentliches Vorwärtsbewegen sofort aufhört, sobald der Spirulinafaden frei im Wasser schwebt. Selbst die Drehung um die Längsachse fehlt vollständig, und nur gewisse Schlängelbewegungen sind wahrnehmbar. Mit dem Augenblick aber, wo der Faden mit irgend einem Punkte eine feste Unterlage berührte, mochte diese auch noch so klein sein, stellten sich die kriechenden Schraubenbewegungen wieder ein. Leicht ist jedoch, wie ich hier ausdrücklich hervorheben will, der Nachweis für das eben Gesagte nicht, denn es ist oft sehr schwer festzustellen, ob die Spirulina sich frei im Wasser befindet, oder noch irgendwo einen Stützpunkt für ihre Bewegungen besitzt. Als solcher reicht ihr beispielsweise die Oberfläche des Wassertropfens aus, wenn man die Untersuchung im hängenden Tropfen vornimmt. Spirulina besitzt aber keine Geißeln, die sich mit den uns zur Verfügung stehenden Färbungsmethoden sichtbar machen lassen, sondern ebenso wie Oscillaria eine eigentümlich gebaute Gallertmembran, die vermutlich als Bewegungsorgan fungiert. Bei Spirochaeta plicatilis gelingt es nun in ähnlicher Weise, eine sehr dicke Gallertmembran sichtbar zu machen, welche sich beispielsweise bei der LÖFFLER'schen Methode ebenso stark färbt wie der Zellkörper selbst. Diese Membran bewirkt, daß die Spirochaete um das 4- bis 6-fache dicker erscheint als in ungefärbtem Zustande, und daß die zarten Ringe der Windungen fast vollständig verschwinden. Man glaubt dann einen verschiedenartig gekrümmten Faden vor sich zu haben, der aus lauter großen kugeligen Gliedern zusammengesetzt ist. Die Bedeutung dieser Membran als Bewegungsorgan ist zweifelhaft, ich halte sie aber für möglich.

Ich hatte nur noch Gelegenheit, Spirochaeta Obermeieri zu untersuchen und bei dieser stört das Blutserum auch an den am dünnsten ausgestrichenen Stellen so sehr die Untersuchung der nach der LÖFFLER'schen Methode gefärbten Präparate, daß es kaum möglich ist, einen Einblick in den Bau dieser Art zu erhalten. Indessen kann die eigentümliche Membran auch hier festgestellt werden.

Bei den Arten dieser Gattung weicht also die Bewegungsart von der der echten Bakterien ab und nähert sich ebenso wie die von Beggiatoa der vermutlich durch undulierende Membranen bedingten Bewegung der Oscillarien. Spirochaete würde sich deshalb ebenso wie Beggiatoa besser den Schizophyceen angliedern lassen, wenn nicht der ungegliederte spirillenartige Bau eine völlige Verschiedenheit dokumentierte.

Spirochaete-artige Organismen, denen die Bewegung stets mangelt, dürfte es kaum geben, wohl aber lassen sich Zustände beobachten, in denen wie bei anderen Bakterien eine Bewegung längere Zeit hindurch völlig aufhört, vielleicht auch bei veränderten Lebensbedingungen nicht mehr eintritt, obwohl die Zellen noch eine Zeitlang am Leben sein können.

d) Form und Bau der Geisseln.

Alle Geißeln, die bis jetzt bei Bakterien beobachtet worden sind, haben den gleichen Bau und im allgemeinen auch das gleiche Aussehen; nur untergeordnete Differenzen in der Länge und Dicke kommen vor. Es sind stets feine, peitschenschnurförmige Organe, die etwa den 20. Teil der Dicke des Bakterienkörpers erreichen mögen,

also etwa 0,05 μ im Durchschnitt. Solche geringe Dicke läßt sich natürlich nur schätzen; vielleicht ist sie an lebenden Individuen noch geringer, weil die Beizen, die man zur Sichtbarmachung der Geißeln verwendet, wahrscheinlich auch auf diese zarten Gebilde einen quellenden Einfluß ausüben. Sie erscheinen wenigstens nicht selten bei langer Beizung sehr wesentlich dicker, als wenn man nur die übliche Zeit beizt. Die Länge der Geißeln übertrifft die des Bakterienkörpers zuweilen um das Mehrfache, bei kurzen Stäbchen ist sie stets länger, bei langen Schrauben dagegen zuweilen nicht unbeträchtlich kürzer. Die längsten Geißeln kommen bei den Gattungen Pseudomonas und Planosarcina vor; hier können sie bis 20 mal so lang als der Bakterienkörper sein.

In der Ruhe sind die Geißeln, soweit sie überhaupt bisher an lebenden Bakterien beobachtet worden sind, mehr gerade ausgestreckt; sowie aber die geringste Bewegung wahrnehmbar wird, scheint dieselbe wellenförmig, in Wirklichkeit schraubenförmig über die ganze Geißel zu verlaufen, und an fixierten und entsprechend gefärbten Deckglaspräparaten ist dieser wellenförmig hin und her gebogene Geißelfaden gewöhnlich wahrzunehmen, selten sind die Geißeln gerade ausgestreckt, vielleicht bei solchen Individuen, deren Tod schon vor dem Eintrocknen eingetreten war.

Für dieselbe Art, mag sie den verschiedensten Kulturbedingungen unterworfen werden, ist die Geißellänge ziemlich konstant, doch haben ältere Kulturen gewöhnlich längere Geißeln als jüngere. Ueberhaupt sind die Schwankungen nicht immer so gering, wie FISCHER (15) dies anzunehmen scheint. Ich habe in alten Kulturen des Typhusbacillus zuweilen Geißeln gefunden, die doppelt so lang waren als gewöhnlich. Gleich alte Kulturen freilich zeigen selten auffallende Differenzen. Dagegen ist die Länge der einzelnen Geißeln an ein und demselben Individuum nicht immer die gleiche; es kommen zuweilen so kurze Geißeln vor, daß man annehmen muß, dieselben seien entweder erst in der Entwickelung begriffen oder durch Verwickelung mit anderen abgerissen. Da sich nun die Geißeln verschiedener Individuen in dem engen Raum einer Agarstrichkultur sehr häufig verwickeln und selbst zu ganz eigenartigen zopfförmigen Bildungen Veranlassung geben, so werden die Geißeln auch häufig genug thatsächlich abreißen. Solche zerstreute abgerissene Geißeln findet man auch in fast jedem Geißelpräparat. Dagegen haben wir bis jetzt keine Anhaltspunkte dafür, daß sich Geißeln noch nachträglich entwickeln. so daß diese kurzen Geißelstümpfe jedenfalls als Reste abgerissener Geißeln zu deuten sind.

Auch in der Form der Biegung machen sich gewisse Differenzen geltend. Bei den Stäbchenbakterien sind die Geißeln wellig gekrümmt und zwar meist sehr regelmäßig bei allen polar begeißelten Formen. weit unregelmäßiger bei den Formen, die am ganzen Körper zerstreut Geißeln tragen. Manchmal erscheint die Wellung eine doppelte, wie nicht selten bei Pseudomonas macroselmis, ähnlich der graphischen Darstellung der Pulsschläge. Unter den Schraubenbakterien besitzt ein Teil, Microspira, ebenfalls wellig gebogene Einzelgeißeln, Spirillum dagegen in der Regel nur etwa halbkreisförmig gebogene. Wenige Spirillen (z. B. Sp. rufum) zeigen auch wellenförmige Geißeln, aber die Wellen sind sehr weit und groß. Daß Spirillum Haupt- und Nebengeißeln besitzt (FISCHER, 15, p. 149), ist nicht richtig, und diese

Annahme ist nur darauf zurückzuführen, daß bei Spirillum Undula beispielsweise die Geißeln leicht verkleben (Taf. III, Fig. 5 u. 6) und so den Eindruck stärkerer Einzelgeißeln hervorrufen. Bei Individuen mit vollständig aufgelösten Geißeln (Taf. III, Fig. 7) kann man leicht erkennen, daß alle Geißeln, abgesehen von den bei allen Bakterien vorkommenden ganz geringen Differenzen, gleichwertig sind.

Eine feinere Struktur der Geißeln, wie sie KÜNSTLER für Flagellatengeißeln angiebt, oder weitere morphologische Differenzierungen, wie sie bei Flagellaten und Infusorien in letzter Zeit (FISCHER, 14) durch das LÖFFLER'sche Verfahren nachgewiesen worden sind, lassen sich bei den Bakteriengeißeln nicht wahrnehmen. Sie bilden einen von der Basis bis zur Spitze nahezu gleich dicken Faden.

Jedenfalls zeigen alle Bakteriengeißeln, mögen sie endosporen oder „arthrosporen" Arten angehören, eine völlige Uebereinstimmung; es sind die einfachsten überhaupt nur denkbaren Bewegungsorgane. Ihrer chemischen Natur nach müssen sie jedenfalls aus Eiweißkörpern bestehen, wenn sich dies auch in keinem Falle mit den üblichen mikrochemischen Reagentien nachweisen läßt. Hier hindert eben die außerordentliche Feinheit, die in ungefärbtem Zustande jedenfalls noch erheblich größer ist als in gebeiztem und gefärbtem, die deutliche Erscheinung einer Reaktion. Nur die Verdauung durch Pepsin ist nachweisbar, oft sogar noch an gefärbten Präparaten, wo der Erfolg freilich durch den Grad der Fixierung, vielleicht auch durch die Farbstoffmenge beeinträchtigt wird. Wahrscheinlich ist dagegen, daß sie nicht mit dem Plasma der Bakterienzelle übereinstimmen, da sie sich Farbstoffen und Reagentien gegenüber völlig abweichend verhalten. Auch von der festen, bei gewöhnlicher Färbung ohne Beize sichtbaren Membran sind sie verschieden. Dagegen scheinen die äußeren, oft nur durch die vorhergehende Beizung färbbaren Schichten der Bakterienmembran, die in einem gequollenen, gallertartigen Zustande sich befinden und ebenfalls stets aus Eiweißkörpern bestehen, mit den Geißeln hinsichtlich der chemischen Beschaffenheit sehr nahe verwandt oder vielleicht identisch zu sein. Bei der Färbung der Geißeln erhält man mitunter aus mir unbekannten Ursachen Präparate, in denen die gallertartige Bakterienmembran aufgequollen erscheint und die gleiche helle Färbung wie die Geißeln besitzt, während sich der darin liegende Körper des Bacteriums intensiv dunkel tingiert hat. Man sieht an solchen Präparaten (Taf. II, Fig. 1), daß sich die Geißeln nicht durch die Membran hindurch fortsetzen, sondern daß die letztere vielmehr deutlich in die ersteren übergeht. Ihnen deshalb aber den Charakter als Bewegungsorgane absprechen zu wollen, wie es zuweilen geschieht, ist in keiner Weise zu rechtfertigen. Ganz analoges Verhalten finden wir beispielsweise bei den Ciliaten wieder, wo die Cilien als Bildungen des Ektoplasmas auftreten und die Pellicula nicht durchbrechen. Man darf dabei nicht vergessen, daß die Membran der Bakterien, und jedenfalls aller beweglichen Bakterien, ein Eiweißkörper ist und als Ektoplasma der Bakterienzelle aufgefaßt werden kann.

Daß in dieses Ektoplasma zuweilen Cellulose eingelagert wird, was übrigens bisher nur bei wenigen unbeweglichen Formen beobachtet wurde, ändert nichts an der ursprünglichen Natur der Membran.

Als Geißeln bezeichnet man bei den niederen Wesen allgemein fadenförmige Bewegungsorgane, die mindestens so lang, oft aber

vielmals länger als der Körper des betreffenden Organismus sind, während Cilien oder Wimpern stets kürzer sind. Ist dieser Unterschied zwischen Geißeln und Wimpern nun auch nur ein gradueller, so wird er doch allgemein festgehalten, und wir müssen deshalb konsequenterweise auch die entsprechenden Organe der Bakterien als Geißeln bezeichnen. Freilich giebt es auch einige unzweifelhafte Bakterien, deren Geißel sehr kurz ist, wie beispielsweise die Nitrosomonas europaea WINOGRADSKY's[1]), immerhin ist aber die Geißel doch noch etwas länger als der Körper. Einen ferneren Unterschied zwischen Cilien und Geißeln möchte ich darin sehen, daß die ersteren in Präparaten, sei es in gefärbtem oder ungefärbtem Zustande, stets gerade gestreckt erscheinen, während die Geißeln auch in ihren kürzesten Formen stets bogige oder wellige Krümmungen zeigen. Auch selbst die Gestalt dieser Krümmungen ist oft eine sehr charakteristische. Bei der sehr langen Geißel der Pseudomonas macroselmis finden sich, wie schon erwähnt, regelmäßig wechselnd Krümmungen von stärkerer und geringerer Biegung, ähnlich wie sie eine graphische Darstellung des Pulses zeigt, nur sind es keine Zacken, sondern Peripherieabschnitte von Kreisen verschiedenen Durchmessers (Taf. I, Fig. 5). Bei der Nitrosomonas javanensis WINOGRADSKY's (l. c. Taf. III, Fig. 9 und 10) sind die Krümmungen der ebenfalls sehr langen Geißel gleichmäßig. Bei anderen Organismen ist oft der basale Teil nur wenig gekrümmt oder selbst ganz gerade, und nur das Ende ist bogig gekrümmt. Bei allen Bakterien mit zahlreichen kürzeren Geißeln ist die Krümmung meist weniger regelmäßig.

Die Länge der Geißeln ist zwar an ein und demselben Individuum verschieden und auch bei verschiedenen Individuen einer Art etwas schwankend, jedoch hält sich diese Verschiedenheit doch innerhalb gewisser Grenzen und ist oft genug nicht so groß, wie die Verschiedenheit in der Länge der Geißeln zweier verschiedener, aber nahe verwandter Arten. Es scheint, daß das Alter der Kultur hier einen sehr bedeutenden Einfluß ausübt; ich habe aus sehr alten Kulturen des Typhusbacillus Geißelpräparate erhalten, in denen die Geißeln doppelt so lang waren als bei jungen Kulturen, daneben kamen aber auch ganz kurze Geißeln vor. Je älter die Kultur ist, um so leichter fallen jedoch die Geißeln vom Bakterienleibe ab, mag dies nun erst eine Folge der Präparation sein, oder mögen sie schon vorher abgerissen worden sein. Abgesehen von den hierdurch veranlaßten Differenzen besitzt aber jede Art Geißeln von bestimmter Länge, welche mit Bezug auf die Länge des Bakterienkörpers für jede Art charakteristisch ist. Die Geißeln des Organismus der blauen Milch sind, trotzdem sie mehrere Wellenbiegungen zeigen, doch meist nur ungefähr doppelt so lang als das Stäbchen selbst, bald etwas kürzer, bald etwas länger. Die ebenfalls polaren Geißeln der Pseudomonas macroselmis sind stets um das Vielfache länger als die Bakterienzelle. Es ist also die Länge der Geißeln, bezogen auf die Länge des Bakterienkörpers, ein morphologisches Merkmal, welches zur Abgrenzung von verwandten Arten sehr gut dienen kann.

---

1) WINOGRADSKY bildet ein Geißelpräparat derselben in den Archives de sciences biologiques, T. I, No. 1 u. 2, Tab. I, Fig. 2 ab. (Petersburg 1892.)

Die Insertion der Geißeln ist entweder eine polare oder eine unregelmäßig über den ganzen Körper zerstreute. Bei den Arten mit polaren Geißeln ist die Insertionsstelle aber nicht immer genau polar gelegen, sondern sehr oft etwas unterhalb derselben oder an der Stelle, wo die Querwand in die Längswand der Zelle übergeht. Dieses Merkmal ist durchaus konstant; eine Art, welche polare Geißeln besitzt, wird niemals in einem Individuum auch einmal Geißeln an den Längsseiten des Körpers entwickeln, und umgekehrt tritt eine Art mit über den ganzen Körper entwickelten Geißeln niemals in Individuen mit ausschließlich polarer Begeißelung auf. Dagegen giebt es bei beiden Gruppen von Bakterien Entwickelungszustände, welche ein sicheres Erkennen der Art der Begeißelung erschweren.

Bei den Arten mit polarer Begeißelung findet man nämlich nicht selten Teilungszustände, in denen die Teilungswand noch so zart ist, daß sie kaum wahrgenommen werden kann und leicht unter der intensiven Färbung der ganzen Zelle verschwindet. Nichtsdestoweniger hat sich zuweilen an der Teilungsstelle eine Geißel oder auch mehrere entwickelt, und man meint einen Bacillus mit über den ganzen Körper zerstreuten Geißeln vor sich zu haben. Indessen läßt eine genaue Untersuchung doch stets den wahren Sachverhalt erkennen; unter Umständen freilich muß man durch Alkohol den überschüssigen Farbstoff entfernen, wodurch zwar die Färbung der Geißeln ganz oder teilweise verschwindet, aber auch die Teilungswand in dem unter dem Mikroskop genau fixierten Präparat deutlicher wird. Außerdem finden sich solche zweifelhafte Individuen stets nur vereinzelt zwischen zahllosen typischen, so daß man wohl nur selten über die Art der Begeißelung im Zweifel sein dürfte.

Leichter zu Täuschungen kann jedoch eine Veranlassung dadurch gegeben sein, daß unter gewissen ungünstigen Verhältnissen die über den ganzen Körper mit Geißeln bedeckten Arten ihre Geißeln größtenteils verloren haben und nur wenige, aber gerade meist die polaren Geißeln behalten. Gewöhnlich handelt es sich dann aber meist um eine bereits zu alte Kultur oder um Bakterien, denen die Lebensbedingungen nicht zusagten. Indessen ist in diesem Falle von einer regelmäßigen polaren Begeißelung keine Rede, sondern es finden sich stets auch noch Individuen, welche ein typisches Bild bieten, und die wahren Verhältnisse lassen sich, wenn auch erst nach langer Untersuchung, stets erkennen.

Lassen sich nun die Arten mit polarer und über den ganzen Körper zerstreuter Begeißelung verhältnismäßig leicht unterscheiden, so gerät man viel öfter in Verlegenheit, wenn man die Zahl der polaren Geißeln feststellen will. Bei den Schraubenbakterien ist nämlich, wie dies schon von LÖFFLER hervorgehoben worden ist, ein unzweifelhafter Unterschied zwischen den großen Arten mit mehreren polaren und den kleineren kommaförmigen mit meist nur einer polaren Geißel vorhanden. Eine ganze Reihe morphologischer Verschiedenheiten — auch biologischer — spricht für deren generische Trennung, und hierzu kommt noch, daß die ersteren oft zahlreiche, aber im Verhältnis zur Körperlänge kurze Geißeln besitzen, welche keine wellenförmigen Biegungen, sondern meist nur eine einzige Rundung erkennen lassen, während die 1 oder 2 polaren Geißeln der kommaförmigen Arten viel länger im Verhältnis zum Körper sind und wellenförmige Biegungen zeigen. Da die Charaktere der Begeißelung

bei diesen beiden Gruppen der Schraubenbakterien unveränderlich sind und am leichtesten eine sichere Trennung ermöglichen, eignen sie sich auch am besten dazu, als Hauptmerkmale zweier Gattungen zu dienen, von denen also die eine, Microspira, 1—2 polare Geißeln, die andere, Spirillum, polare Geißelbüschel besitzt.

Es kommt nun, wie bereits erwähnt, vor, daß die zahlreichen Geißeln eines Büschels vielleicht beim Eintrocknen am Deckglas sich derartig zusammenlegen, daß man nur eine einzige, sehr dicke Geißel vor sich zu haben glaubt; namentlich kommt dies bei Spirillum Undula sehr oft vor. Aber auch ohne diese einzige Geißel in ihre Komponenten zerlegen zu können, kann man aus zwei Merkmalen mit Sicherheit darauf schließen, daß sie aus der engen Aneinanderlagerung mehrerer Geißeln entstanden ist. Jede Geißel ist nämlich von der Basis bis zur Spitze von fast völlig gleicher Dicke, aber die einzelnen Geißeln eines Büschels sind etwas ungleich lang. Legen sich nun solche, in ihrer Länge verschiedene, aber überall gleich dicke Geißeln zusammen, so wird daraus eine scheinbar einzige Geißel entstehen, deren Dicke von der Basis zur Spitze abnimmt. Und dies ist bei den scheinbar einzigen polaren Geißeln von Spirillum Undula der Fall, sie sind an der Basis sehr dick und laufen in eine haarfeine Spitze aus. Selbstverständlich findet man aber in jedem Präparat, in dem eine größere Anzahl begeißelter Spirillen vorhanden ist, stets zahlreiche Exemplare mit völlig aufgelösten Geißelbüscheln und zwischen diesen und den scheinbar eingeißeligen Formen alle nur denkbaren Uebergänge, indem sich die Geißeln an der Basis vereinigt haben und nur an der Spitze oder von der Hälfte an divergieren (vergl. Fig. 5 u. 6 auf Taf. III).

Das zweite Merkmal, an welchem man die Zusammensetzung einer scheinbar einzigen Geißel aus mehreren erkennen kann, liegt in der Art der Krümmung. Dieselbe ist bei den wirklich eingeißeligen Formen stets eine ausgesprochen wellige, und selbst wenn die Geißeln nur unbedeutend länger sind als der Bakterienkörper, stellen sie doch stets Wellenlinien dar. Ganz anders verhalten sich die Geißeln bei den Spirillen; hier bilden sie fast niemals Wellen, sondern wenden sich meist in einer Krümmung, die ungefähr einem Halbkreis entspricht, von dem geißeltragenden Pol der Bakterienzelle ab. Oft ist sogar der Anfang der Geißel fast gerade und nur die Spitze ist gekrümmt, aber auch bei den längsten Geißeln wird man niemals eine ausgesprochen wellenartige Aufeinanderfolge der Krümmungen beobachten. Das gilt nun auch für die aus mehreren Geißeln zusammengesetzte scheinbar einfache der Spirillen, sie ist sogar in der Regel noch unvollkommener gekrümmt als die einzelnen Geißeln im Büschel.

Wenn man eine größere Anzahl geißeltragender Individuen von Spirillum Undula untersucht, so wird man finden, daß kaum ein einziges Geißeln zeigt, die bis an die Basis deutlich voneinander getrennt sind. Sie scheinen in zwei, drei oder mehr Bündeln an der Basis oder etwas oberhalb derselben sich zu vereinigen und sich dann erst zu teilen. Es sieht täuschend so aus, als ob die Geißeln thatsächlich ein Stück miteinander verwachsen wären und sich erst ein Stück oberhalb der Insertionsstelle trennen. Ganz von der Hand zu weisen ist diese Möglichkeit nicht, und die Annahme von verzweigten Geißeln würde nach dem Eindruck solcher Präparate völlig gerechtfertigt sein, besonders da man ähnliche Bildungen bei Infusorien und

auch bei Algen [1]) gefunden hat. Indessen scheint mir die Annahme doch gerechtfertigter, daß es sich bei all diesen Verwachsungen nur um scheinbare handelt, die dadurch zustande kommen, daß die feinen Fäden beim Eintrocknen der Flüssigkeit auf dem Deckgläschen in der Regel an der Basis miteinander verkleben und in diesem Zustande durch die völlige Verdunstung der Feuchtigkeit fixiert werden. Wir finden ja auch alle Abstufungen von einer beinahe bis zur Insertionsstelle der Geißeln reichenden Auflösung bis zu einer Verschmelzung in eine scheinbar einzige Geißel. Das Zustandekommen solcher Bildungen darf uns aber auch nicht wunderbar erscheinen, wenn wir bedenken, wie groß der Einfluß des Eintrocknens allein auf so zarte Gebilde wie die Bakteriengeißeln sein muß.

Diese entschieden vorhandene Grenze zwischen den genannten beiden Gruppen der Schraubenbakterien, welche durch die Verschiedenheit in der Art der polaren Begeißelung gegeben ist, legt natürlich die Vermutung nahe, daß es sich unter den Stäbchenbakterien mit polarer Begeißelung ähnlich verhalte. Möglich ist dies in der That, doch haben meine bisherigen Untersuchungen über diesen Gegenstand noch keine sicheren Anhaltspunkte ergeben. Giebt es einen ähnlichen Unterschied wie bei den Schraubenbakterien, so würde ich die Arten mit einer polaren Geißel als Pseudomonas der Gattung Vibrio mit polaren Geißelbüscheln entgegensetzen. Was mich vorläufig bestimmt, alle Stäbchenbakterien mit polarer Begeißelung in die einzige Gattung Pseudomonas zusammenzufassen, ist hauptsächlich der Umstand, daß bei einigen scheinbar nahe verwandten Arten, bei den fluorescierenden Bakterien, bald Geißelbüschel, bald einzelne polare Geißeln auftreten.

Einige der hierher gehörigen Arten zeigen deutlich polare Geißelbüschel, wie Pseudomonas syncyanea, andere nur 1—2 polare Geißeln, wie Pseudomonas putida. Bei diesen ist ein Zweifel über die Zahl der Geißeln gar nicht möglich. Bei anderen fluorescierenden Wasserbakterien, deren Untersuchung ich leider aus Mangel an Material aufgeben mußte, bin ich aber über die Zahl der Geißeln nicht zu einem sicheren Schlusse gekommen, und die Untersuchungen müssen später wieder aufgenommen werden.

Zu dem Entschlusse, alle polar begeißelten Stäbchenbakterien zunächst noch in eine Gattung zu vereinigen, hat mich auch noch besonders der Umstand bestimmt, daß alle Geißeln derselben, mögen sie nun in Büscheln oder einzeln stehen, eine regelmäßige Wellenbiegung erkennen lassen. Dies ist z. B. auch bei der Pseudomonas syncyanea der Fall, deren Geißeln in sehr jungen Kulturen oft nur unbedeutend länger sind als der Bakterienkörper. Ein Unterschied in der Länge ist ebenfalls nicht immer vorhanden. Die einzige Geißel der Pseudomonas pyocyanea ist kaum länger als die Geißeln in den Büscheln der Pseudomonas syncyanea; andererseits kommen auch Fälle vor, wo die einzeln stehenden Geißeln eine außerordentliche Länge haben, wie bei der erwähnten Pseudomonas macroselmis. Diese Verschiedenheiten in Form und Länge der Geißeln, die bei den

1) Ich meine hier Dicranochaeta reniformis Hieronymus, bei welcher sich solche verzweigte Fäden finden, die wohl ihren ursprünglichen Charakter als Bewegungsorgane eingebüßt haben, aber höchst wahrscheinlich als metamorphe Geißeln aufzufassen sind.

Schraubenbakterien so überaus charakteristisch sind und mit dem Merkmal der Zahl zusammenfallen, fehlen also den Geißeln der polar begeißelten Stäbchenbakterien vollständig, oder sie sind, wie das Merkmal der Geißellänge, inkonstant und bei nahe verwandten Arten nicht übereinstimmend.

Bezüglich der Zahl der Geißeln möchte ich noch auf einen Punkt aufmerksam machen, auf welchen, wie es scheint, bisher nur wenig Rücksicht genommen worden ist. Von LÖFFLER, FRAENKEL und PFEIFFER (Atlas) und von GÜNTHER wird dem Kommabacillus der asiatischen Cholera übereinstimmend nur eine einzige polare Geißel zugesprochen; während nun bei LÖFFLER sich in den der ersten Abhandlung beigegebenen Photogrammen auch thatsächlich nur eingeißelige Individuen finden — vielleicht auch bei FRAENKEL und PFEIFFER, genau läßt sich dies in der Abbildung Fig. 96 nicht entscheiden — sind bei GÜNTHER, Fig. 57 seiner Bakteriologie, sicher an einzelnen Individuen 2 Geißeln an einem Pol vorhanden, und ich selbst habe bei zahlreichen Untersuchungen stets auch zweigeißelige gefunden. Nicht nur bei dem Organismus der asiatischen Cholera (von sehr verschiedener Herkunft), sondern auch bei Microspira Finkleri und den anderen hierher gehörigen Bakterien kommen regelmäßig Individuen mit zwei, sehr selten sogar mit drei Geißeln an einem Pol vor, die große Mehrzahl trägt allerdings nur eine Geißel. Die Geißeln sind dann aber durch ihre wellenförmigen Biegungen hinreichend charakterisiert, so daß eine Verwechselung mit Spirillen ausgeschlossen erscheint. Auch ist die Zahl der Geißeln bei den Spirillen stets eine bedeutend höhere, mindestens 5, gewöhnlich aber weit mehr, nur läßt sich die Zahl wegen der unangenehmen Eigenschaft der Geißeln, zusammenzukleben, selten genau ermitteln.

Bei allen polar begeißelten Bakterienarten können die Geißeln an einem oder an beiden Polen auftreten; es sind dies Verhältnisse, die jedenfalls mit der Zellteilung in Verbindung stehen. Kurz vor der Teilung, oder vielleicht erst nach der Teilung, werden an dem anderen Pol Geißeln hervorgestreckt, bei der einen Art mag dies in einer etwas früheren, bei der anderen in einer etwas späteren Zeit vor oder nach der Teilung erfolgen; jedenfalls sind diese Verhältnisse einem großen Wechsel unterworfen. Man kann deshalb auf das Auftreten der Geißeln an einem oder an beiden Polen keinen großen Wert legen, weil hier äußere Lebensbedingungen, Alter der Kultur und Aehnliches jedenfalls weit mehr in Betracht kommen als Artverschiedenheiten.

In seiner ersten Arbeit bildet LÖFFLER in Fig. 1 einen Bacillus mit sehr dicken, korkzieherförmig entwickelten Geißeln ab, deren Ende oft zu einer Schlinge umgebogen ist. Auf diesem Photogramm tragen die Bacillen an einem oder an beiden Polen nur je eine Geißel. ZETTNOW bildet in seiner Arbeit (Fig. 12—16) einen Organismus ab, den er den LÖFFLER'schen Korkzieherbacillus nennt. Inwieweit jedoch derselbe wirklich mit dem von LÖFFLER abgebildeten identisch ist, läßt sich aus der ZETTNOW'schen Arbeit nicht entnehmen, und die ganz abweichende Beschaffenheit der Begeißelung läßt im ersten Augenblick einen Zweifel an der Identität beider aufkommen. Doch giebt ZETTNOW an, daß neben Individuen mit scharf begrenzten Geißeln — die er nicht mit abbildet — Formen wie die abgebildeten lagen. Gehören wirklich beide ein und derselben Art an, so kann

die Verschiedenheit in der Begeißelung entweder dadurch erklärt werden, daß man es einmal mit Geißelzöpfen zu thun hat, wie etwa beim Rauschbrandbacillus, während bei anderen Individuen diese Geißelzöpfe mehr oder weniger aufgelöst sind. Oder es handelt sich um Erscheinungen, die erst infolge des Eintrocknens auftreten und deren Zustandekommen in dem Abschnitt über Bildung und Verlust der Geißeln näher beschrieben sind. Es würde dann bei diesem Organismus eine einzige polare Geißel vorliegen, welche unter gewissen Umständen unregelmäßig zerfließt und in diesem Zustand den Anschein erweckt, als handle es sich um ein undeutliches Geißelbüschel. Aehnliche Bilder habe ich zuweilen bei verschiedenen anderen Bakterien erhalten, über deren Geißelzahl ein Zweifel nicht bestehen konnte.

Einen eigentümlichen Organismus, der vielleicht den polar begeißelten Bakterien zuzuschreiben ist, aber sich doch in mancher Beziehung abweichend verhält, bildet LÖFFLER in Fig. 7 und 8 seiner zweiten Abhandlung ab. Es sind gekrümmte Stäbchen, welche unter gewissen Umständen Schrauben bilden und mit einem eigentümlichen fadenförmigen, kaum gebogenen Anhang versehen sind; ob derselbe als Geißel zu deuten ist, und ob die Organismen als Bakterien zu betrachten sind, bleibt ungewiß. LÖFFLER selbst möchte sie den Bakterien nicht zurechnen. Ich selbst habe diese Organismen nicht gesehen, aber ganz ähnliche gefunden, die sich von den LÖFFLER'schen dadurch unterscheiden, daß sie gerade Stäbchen, niemals Schrauben bilden, im übrigen aber mit den von LÖFFLER beschriebenen vollständig übereinstimmten. Sie hatten sich in einem Gefäß mit destilliertem Wasser entwickelt, und ich wurde zuerst auf sie dadurch aufmerksam, daß sich diese Organismen konstant in Präparaten verschiedener anderer Bakterien vorfanden, so daß ihre Herkunft nur in dem zur Herstellung der Präparate verwendeten Wasser zu suchen war. Eine Kultur auf festen Nährböden gelang mir übrigens damals nicht, und ich habe, durch andere Arbeiten verhindert, verabsäumt, diese Organismen weiter zu beobachten. Ich möchte die von mir gefundenen Organismen den Bakterien unbedenklich zurechnen; wie der eigentümliche Schwanz zu deuten ist, ist mir zunächst noch völlig unklar. Vielleicht handelt es sich auch nur um einen allerdings besonders festen und mit großer Regelmäßigkeit auftretenden Geißelzopf, und dann würde diese Form ebenfalls zur Gattung Pseudomonas zu stellen sein. LÖFFLER nannte seinen Organismus ursprünglich Vibrio spermatozoides.

Ob es unter den Schraubenbakterien auch Arten giebt, die stets unbeweglich sind, läßt sich zur Zeit noch nicht mit Sicherheit entscheiden. Meine eigenen Untersuchungen haben mich allerdings zu der Ansicht geführt, daß nicht alle Schraubenbakterien beweglich sind. Wenn man einmal Individuen unbeweglich findet, so scheinen es allerdings meist nur ruhende Zustände zu sein, denn gewöhnlich kann man in demselben Präparat auch bewegliche Individuen finden, die sich, abgesehen von der Bewegung, in nichts von den ersteren unterscheiden. Selten findet man nur unbewegliche Zellen einer Art, und auch dann ist es möglich, daß sie sich sämtlich in einem Ruhezustand befinden, wie es sich ähnlich bei vielen Stäbchenbakterien verhält. Läßt sich die Art rein züchten, so ist der Nachweis nicht schwierig; wir treffen in älteren Kulturen der Microspira Komma und ähnlichen

Arten sehr oft kaum ein einziges bewegliches Individuum. Da aber gerade unter den Schraubenbakterien sehr viele Arten sich den jetzt üblichen Methoden der Reinzüchtung gegenüber ablehnend verhalten, so daß man nicht mit voller Sicherheit angeben kann, ob sich bei den Untersuchungen nicht zwei, wenn auch nahe verwandte und sehr ähnliche Arten vermischt haben, so läßt sich auch nicht ohne weiteres behaupten, daß in dem Entwickelungsgang dieser Schraubenbakterien Schwärmzustände mit unbeweglichen abwechseln. Es ist deshalb sehr wohl möglich, daß in den flüssigen Nährsubstraten, auf die wir dann in der Regel angewiesen sind, das eine Mal die bewegliche, das andere Mal die unbewegliche zur Herrschaft gelangt und so in den Präparaten erheblich überwiegt, während sich von der anderen nur vereinzelte Individuen vorfinden. Bei einigen von WEIBEL beobachteten und auf festen Nährböden reingezüchteten Schraubenbakterien sind allerdings niemals bewegliche Zustände beobachtet worden, so daß man wohl berechtigt ist, das Vorhandensein solcher überhaupt von der Hand zu weisen. Diese unbeweglichen Formen würden dann der Gattung Bacterium unter den Stäbchenbakterien entsprechen.

Bei den Coccaceen glaubte man lange Zeit überhaupt eine Eigenbewegung nicht annehmen zu dürfen. Die erste Angabe über einen beweglichen Micrococcus, M. ochroleucus, wurde von PROVE (36) gemacht, doch sind die Bewegungserscheinungen nicht mit wünschenswerter Klarheit beschrieben. Es heißt da p. 417: „Sämtliche, sowohl die isolierten, als auch die zu Diplokokken und Streptokokken verbundenen Formen zeigten lebhafte Bewegungserscheinungen. Während die längeren Ketten ausgesprochene Ortsveränderung wahrnehmen ließen, indem sie sich abwechselnd krümmend und wieder streckend weiterbewegten, konnte man bei den isolierten Kokken und Diplokokken nur eine zitternde oder kreisende Bewegung ohne Ortsveränderung beobachten." Die letztere Art der Bewegung läßt sich wohl ohne Zwang als gewöhnliche Molekularbewegung deuten, wie sie ja meist bei so kleinen in Flüssigkeiten suspendierten Körperchen zu beobachten ist. Bezüglich der mit Ortsveränderung verbundenen Bewegung der Ketten ist es schwer, sich über dieselbe eine Ansicht zu bilden. Wird die Bewegung durch Geißeln veranlaßt, wie wir dies im allgemeinen wohl annehmen müssen, so kann man die Streckung und Krümmung der Kette höchstens als einen sekundären Vorgang auffassen. Daß es sich übrigens bei dem von PROVE beobachteten Organismus um einen Micrococcus handelt, scheint mir aus den Beschreibungen nicht ganz zweifellos hervorzugehen; die Abbildungen sind zu mangelhaft, um einzelne Individuen deutlich erkennen zu können.

Die zweite Angabe über einen Micrococcus mit Eigenbewegung rührt von MENDOZA her (27), welcher denselben bei Kulturversuchen mit der Magensarcina fand und Micrococcus tetragenus mobilis ventriculi nennt. Der Beschreibung nach liegt hier allerdings wenigstens sicher eine Coccacee vor; ob es sich nicht aber ebenso wie in dem folgenden Falle vielmehr um eine bewegliche Sarcina handelt, ist fraglich. Die dritte Beschreibung eines beweglichen Micrococcus, des M. agilis, der sich aber bei genauer Untersuchung als eine bewegliche Sarcina entpuppt, wurde von ALI COHEN (1) gegeben. Er ist besonders dadurch interessant geworden, daß LÖFFLER an ihm durch seine schöne Methode zuerst die Geißeln nachweisen konnte. In

derselben Arbeit (25) beschreibt LÖFFLER noch einen weiteren beweglichen Micrococcus, dem jedoch kein Name beigelegt wird. Schließlich wurde noch ein beweglicher Micrococcus unter dem Namen M. citreus agilis beschrieben, an welchem jedoch nur eine Geißel zu beobachten war.

Von beweglichen Sarcinen, also von Coccaceen, welche sich nach 3 Richtungen des Raumes teilen, ist außer dem hierher zu stellenden M. agilis noch eine von G. MAUREA beschriebene Sarcina mobilis bekannt (26), mir selbst gelang es noch, eine hierher gehörige Art aufzufinden.

Die Begeißelung dieser beweglichen Coccaceen ist nur bei 3 Arten genauer untersucht: bei M. agilis, M. citreus agilis und Sarcina mobilis. Die beiden ersten Arten haben auffallend lange Geißeln, die den Durchmesser der Zelle um das Vielfache übertreffen und starke wellige Krümmungen erkennen lassen. Sarcina mobilis hat jedoch kurze Geißeln, etwa nur doppelt so lang, als die Zellen dick sind. Ein Gattungsunterschied läßt sich also hieraus nicht ableiten, wie MAUREA geglaubt hat, denn die beiden möglichst extremen Formen, M. agilis und S. mobilis, sind beide bewegliche Sarcinen.

Erwähnenswert ist auch der Umstand, daß die bisher gefundenen, sicher den Coccaceen angehörenden Arten sich nach 2 oder 3 Richtungen des Raumes teilen, während eine Parallelform zu den unbeweglichen Streptokokken bisher unbekannt ist.

Unter den Chlamydobakteriaceen besitzen nur die Cladothrixarten in ihren Schwärmern wirkliche Geißelbewegung. Bei den kurzen schwärmenden, zuweilen zu kleinen Ketten verbundenen Stäbchen stehen die Geißeln, wie FISCHER fand, nicht genau polar, sondern etwas unterhalb des Pols an der Längsseite in einem kleinen Büschel zusammen; sie sind hier nicht wellig, sondern flach gewölbt.

Zum Teil noch recht ungenügend untersucht sind die Geißeln bei den sog. roten Schwefelbakterien. Wo es aber gelang, dieselben nachzuweisen, stimmen sie in Bau und Beschaffenheit so vollkommen mit denen der übrigen Bakterien überein, daß auch hierdurch ihre nahe Verwandtschaft angezeigt wird. Sie zeigen auch dieselben Formen mit entsprechend gestellten Geißeln; wir finden unter ihnen begeißelte Sarcinen, Mikrokokken, Bacillen, Pseudomonaden, Microspiren und Spirillen, und da auch die nichtbegeißelten Formen den entsprechenden unbeweglichen Bakteriengattungen vollkommen gleichen, so ist kein morphologischer und entwickelungsgeschichtlicher Grund vorhanden, die Schwefelbakterien als eine besondere systematische Gruppe zu betrachten. Das Gleiche gilt von den phosphorescierenden und den nitrifizierenden Bakterien; auch sie lassen sich ohne Schwierigkeit durch die Form und Beschaffenheit der Geißeln, wo solche vorhanden sind, den eigentlichen Bakteriengattungen einreihen, so daß die bisher beliebte Aufstellung physiologischer Gattungen bei Verwendung der Geißeln als Gattungsmerkmal wegfallen kann.

Ich will jedoch dabei auf ein eigentümliches Vorkommen geißelähnlicher Gebilde aufmerksam machen, die mit den echten Geißeln nichts zu schaffen haben und auch bei Bakterien vorkommen können, die stets unbeweglich sind. Es sind dies zum Teil Kunstprodukte, wie sie erst beim Eintrocknen des Flüssigkeitstropfens auf dem Deckgläschen entstehen, zum Teil sind es wohl aber wirklich Schleimfäden, welche von der verquellenden Bakterienmembran ausgehen und oft

die einzelnen Individuen noch miteinander verbinden. Sie lassen sich leicht durch ihre Unregelmäßigkeit, verschiedene Dicke und abnorme Länge von den echten Geißeln unterscheiden. Ihrer Natur nach sind ja wohl beide Formen der „Pseudogeißeln", wie ich diese Gebilde bezeichnen möchte, gleich; beide haben ihren Ursprung jedenfalls von Schleimabsonderungen der Bakterienzelle. Während die ersteren jedoch vollständig von den Zellen selbst getrennt auftreten und erst dadurch zustande kommen, daß der im Wassertropfen aufgelöste Schleim beim Eintrocknen gewisse Formen und zwar dem Rande des Tropfens entsprechend annimmt, bald zwischen Bakterien, bald über Bakterienzellen wegziehende, bald in einem ganz von Bakterien freien Teile des Präparats liegende, meist sehr lange und oft dicht zusammenliegende unbestimmte, an den Enden zerfließende Fäden bildet, verhalten sich die eigentlichen Schleimfäden ganz anders. Sie treten zunächst am deutlichsten bei denjenigen Arten auf, welche schon bei der Berührung der Kultur mit dem Platindraht sich als stark schleimig erweisen und deren Individuen auf dem Deckgläschen gern zu kleineren Gruppen zusammenhängen bleiben. Sie lassen sich auch meist mit den gewöhnlichen wässerigen Anilinfarben färben, und man erhält dann Präparate, in denen die einzelnen Bakterien durch ein feines Netzwerk miteinander verbunden zu sein scheinen und wie ein Querschnitt durch das Endosperm von Phytelephas aussehen, wobei die Bakterien das Zelllumen, die Schleimfäden die Tüpfelkanäle darstellen.

Es ist nun allerdings nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen, daß diese Schleimfäden, wenn auch in geringem Grade, bei gewissen wenigen Arten eine ganz langsame Bewegung vermitteln können; wahrscheinlich ist mir dies für die von WINOGRADSKY beschriebene Nitromonade, bei welcher ich das vom Autor gesehene Netzwerk zwischen den Individuen ebenfalls für ein Netz solcher Schleimfäden halte. Wahrscheinlich auf ähnliche Verhältnisse sind auch die langsamen Bewegungen von Amoebobacter zurückzuführen (WINOGRADSKY, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Bakterien, Heft 1 (1888), p. 72). Zu der Ansicht, daß gerade dieses Netzwerk von Schleimfäden zu den langsamen Ortsveränderungen in Beziehung steht, kam ich, als ich, gelegentlich der Untersuchung eines Bacteriums im hängenden Tropfen, diese langsamen, erst allmählich bemerkbar werdenden Bewegungserscheinungen wahrnahm und dann in dem eingetrockneten und gefärbten Präparat ein solches Netz beobachtete.

Uebrigens sind derartige Bildungen im allgemeinen wohl oft nur zufälliger Natur und namentlich so unregelmäßig, daß sie mit Geißeln kaum zu verwechseln sind; sie sind aber noch zu wenig untersucht, als daß man über ihre Bedeutung etwas Sicheres aussagen könnte.

Nach den Untersuchungen FISCHER's können sich die Geißeln auch bei ziemlich starker Plasmolyse der Bakterienzellen noch weiter bewegen, woraus er den Schluß zieht, daß sie nicht eingezogen werden können und überhaupt nicht als kontraktile Fortsätze des Plasmas anzusprechen sind, wie dies ZOPF (37) und TRENKMANN (42) annahmen. Dies ist auch nicht anders denkbar, wenn man sich die Natur der Bakterienmembran und ihren engen Zusammenhang mit den Geißeln ins Gedächtnis ruft. Aus dieser Ueberlegung folgt auch, daß ein plötzliches Hervorbrechen der Geißeln vom Plasma aus nicht wahrscheinlich ist. Sie sind vielmehr, wie es scheint, mit eigener

Kontraktilität begabte lebende Organe, die vielleicht, wie FISCHER hervorhebt, ebenso wie manche Flagellatengeißeln, auch vom Bakterienkörper getrennt, noch selbständiges Leben und Bewegung zeigen können.

FISCHER glaubt diese Möglichkeit auch zur Erklärung für die Entstehung der eigentümlichen Geißelzöpfe heranziehen zu können. Es sind dies Gebilde, welche dadurch entstehen, daß sich oft eine große Anzahl von Geißeln umeinander schlingen und mit der Zeit zu langen, dicken Strängen verkleben. Sie sind zuerst von LÖFFLER beim Rauschbrand, von SAKHAROFF später bei dem von ihm entdeckten Bacillus asiaticus, neuerdings von FISCHER bei verschiedenen Bakterien beobachtet worden. Am schönsten treten sie wohl beim Rauschbrandbacillus auf. Sie sind bereits in ungefärbtem Zustande zu sehen und nehmen mit Jod eine gelbe Farbe an. Es ist schwer, sie nach der LÖFFLER'schen Methode zu färben, da die Zöpfe noch weit empfindlicher als die Geißeln sind und sich bei Verdünnung mit Wasser rasch auflösen. Zuweilen sind die Enden solcher Zöpfe nicht völlig miteinander verklebt, sondern zeigen noch teilweise freie Geißeln, oder der Zopf ist gegabelt, mit mehreren Enden.

Die Entstehung solcher Zöpfe wird wohl der Hauptsache nach nicht auf die schon abgerissenen Geißeln, sondern auf die noch am Körper haftenden lebenden zurückzuführen sein. Bei der räumlichen Enge, in welcher sich die Bakterien in den künstlichen Kulturen meist befinden, ist es unvermeidlich, daß sich auch ihre Geißeln eng verschlingen und sich beim Auseinanderweichen der Stäbchen nicht so rasch entwirren können, sondern abreißen. Die abgerissenen Geißeln, mögen sie nun noch eine Zeitlang eigene Bewegung zeigen oder sofort leblos sein, werden durch die aktiven Schraubenbewegungen der noch am Körper hängenden Geißeln schließlich in eine Lage gebracht, daß sie sich den Wellen und Biegungen derselben anpassen und passiv, wenigstens solange der Zopf noch nicht zu dick ist, mitschwingen; daß die Geißelzöpfe dabei schließlich länger werden, ist selbstverständlich, denn die abgerissenen Geißeln werden sich selten schon von der Basis an den festsitzenden anschließen, sondern meist erst in der Mitte oder am Ende, so daß sie schon ein Stück über die festsitzende herausragen. Dieser schließen sich dann andere in derselben Weise an, so daß schließlich die Geißelzöpfe die 3—4fache Länge einer gewöhnlichen Geißel und selbst größere Dicke als die Stäbchen erreichen können. Ich möchte also annehmen, daß es in erster Linie die festsitzenden lebenden Geißeln sind, die sich an der Bildung solcher Zöpfe beteiligen, die abgeworfenen wohl nur dann, wenn sie wirklich noch eine Zeitlang ihre Beweglichkeit behalten. Man sieht die Zöpfe meist einzeln, abgerissen, selten noch an den Zellen haftend; zuweilen kommt es aber in den Kulturen (besonders schön beim Rauschbrandbacillus auf schräg erstarrtem Agar) zur Massenproduktion solcher Zöpfe, und man kann in einem Präparat 50—100 und selbst noch mehr finden.

Wenn man auch annimmt, daß die Bakteriengeißel ebenso wie die Flagellatengeißel ein gewisses Maß Selbständigkeit besitzt, so ist es doch notwendig, daß sie mit dem übrigen lebenden Protoplasma der Bakterienzelle in Verbindung steht. Es ist aber durchaus nicht notwendig, daß dies der innere, weichere, durch Plasmolyse kontrahierbare Teil des Protoplasmas ist, sondern es kann jedenfalls auch die

Zellhülle selbst sein, die bei den Bakterien ganz anders als sonst bei den niederen Pflanzen beschaffen ist und wahrscheinlich ebenso wie das eigentliche Protoplasma Träger gewisser Lebensfunktionen ist. Zieht sich bei den polar begeißelten Spirillen das Plasma an beiden Polen der plasmolysierten Zelle zurück, und die Zelle bewegt sich dennoch weiter, wie FISCHER dies beobachtete, so muß man entweder annehmen, daß kleine, dem Auge verborgen bleibende Restchen von Protoplasma an der Geißelbasis trotz der Plasmolyse haften bleiben, oder daß die Geißelbewegung unabhängig von dem Protoplasma vor sich geht. FISCHER hat nun in der That in einigen Fällen kleine, an der Geißelbasis haftende Plasmaklümpchen wahrgenommen, in anderen Fällen waren sie jedoch trotz Färbung nicht nachzuweisen. Ich möchte daher annehmen, daß diese basalen Plasmamassen nicht notwendig zur Geißelbewegung sind, sondern daß die Geißeln, die ich als aus der Zellhülle entstanden annehme, auch von dieser den Impuls zur Bewegung empfangen.

e) Bildung und Verlust der Geisseln.

Die Bakteriensporen sind bewegungslos; der einzige, der Sporen im Beginn der Keimung mit Eigenbewegung begabt gesehen haben will, ist PRAZMOWSKI (35), aber seine Angaben stehen so sehr mit allen anderen in Widerspruch, daß man doch eine Täuschung annehmen muß. Die Sporen haben also auch keine Geißeln, und selbst wenn sie solche hätten, würden sie nicht auf das junge Stäbchen übergehen, denn die Sporenmembran, an der die Geißeln nach Analogie der geißeltragenden vegetativen Zellen haften müßten, bleibt bei der Keimung zurück. Die Geißeln müssen sich also erst an den Keimstäbchen entwickeln.

ZOPF nimmt an, daß das Hervorbrechen der Geißeln aus polaren Poren plötzlich erfolge (49, p. 8). Er hatte den Uebergang von Fadenstücken in den Schwärmzustand bei Cladothrix dichotoma beobachtet und wahrgenommen, daß die Fadenstücke erst im Moment der Abknickung an beiden Polen Strudel zeigen, also polare Geißeln tragen, welche seiner Ansicht nach nicht entstehen konnten, solange der Faden die Knickung nicht zeigte. Demgegenüber wies FISCHER (15) nach, daß die Geißeln bei den Cladothrixschwärmern sich nicht polar, sondern etwas unterhalb der Pole entwickeln, also sehr gut schon vor Abtrennung von dem Faden gebildet sein können. TRENKMANN (43, p. 389) hat bei Spirillum Undula beobachtet, daß sich von dem kontrahierten und $^1/_2$ μ vom geißeltragenden Pol zurückgetretenen Protoplasten ein deutlicher gefärbter Faden bis zu der am Pol entspringenden Geißel hinzog und in diese überging. Ich selbst habe ähnliche Bilder bei verschiedenen Bakterienarten gesehen; ich konnte dann aber in den meisten Fällen auch wahrnehmen, daß es sich um zurückgeschlagene, dem Bakterienkörper äußerlich anhaftende Geißeln handelte, die den Anschein erweckten, als gingen von dem kontrahierten Plasma Fäden nach der Hülle aus. In sehr vielen Fällen fand ich aber — und namentlich an den deutlichsten Präparaten — solche Fäden nicht, sondern konnte im Gegenteil (wie in Fig. 1, Taf. II) mit Sicherheit einen Zusammenhang der Geißeln mit der Membran beobachten. Damit erscheint die Möglichkeit, daß die Geißeln plötzlich vom Protoplasma aus durch Poren in der Membran hervorgestreckt werden, ausgeschlossen.

FISCHER hat bei Sp. Undula und Bacillus subtilis die Entwickelung der Geißeln untersucht. Danach hat Sp. Undula halbkreisförmige Gestalt und nur an einem Pole Geißelbüschel; vor der Teilung entwickelt sich jedoch auch an dem anderen Pol ein Geißelbüschel, indem die Geißeln als kurze Fädchen hervorsprossen, welche ihre definitive Länge bald, aber nicht plötzlich erreichen, was daraus hervorgeht, daß man bei in lebhafter Teilung befindlichen Spirillen ganz verschiedene Entwickelungsstadien findet. Auf die Entwickelung des neuen Geißelbüschels rechnet FISCHER unter günstigen Verhältnissen 10—15 Minuten, die Hälfte der Zeit, welche eine Zellteilung in Anspruch nimmt. Unter Umständen können die Tochterzellen verbunden bleiben, und FISCHER beobachtete eine „schlangenartige, fünfgliedrige Kette, die an ihren beiden Enden und an drei Krümmungsstellen Geißelbüschel trug". Bei Bacillus subtilis tritt erst einige Stunden nach dem Beginn der Sporenkeimung Bewegung bei den jungen Stäbchen auf, und erst jetzt werden auch die Geißeln erkennbar, aber zunächst noch als äußerst feine und noch nicht so lange Fäden, als in älteren Kulturen. Bei 30° erscheinen die Geißeln 6—7 Stunden nach der Aussaat der Sporen allgemein. In einem sehr jungen Stadium sind die Geißeln äußerst fein und umgeben das Stäbchen als ein feinstricheliger und feinpunktierter Hof. Bei der Teilung der Stäbchen und dem voraufgehenden Wachstum werden vermutlich neue Geißeln zwischen den alten entwickelt.

Ich möchte annehmen, daß die Bildung der Geißeln bei Bacillus subtilis doch verhältnismäßig viel rascher vor sich geht, auch bei der Teilung der Zellen. Denn sonst müßte man bei einer Kultur, die sich in lebhaftem Wachstum befindet, doch häufiger Zustände finden, die irgendwelche Jugendzustände der Geißeln enthalten. Solche Zustände sind aber, wie auch FISCHER hervorhebt, äußerst selten. Auch die nachträglich im weiteren Verlauf der Zellteilung entstehenden Geißeln wachsen jedenfalls sehr rasch zu ihrer vollen Größe heran, denn in den vielen Hunderten von Präparaten, die ich zu diesem Zwecke von verschiedenen Arten angefertigt habe, habe ich nur äußerst selten kleinere und namentlich viel feinere Geißeln gesehen, die man als solche Jugendzustände auffassen konnte. Gerade bei Bacillus subtilis, ebenso auch bei B. Megaterium sind aber in der Regel nicht so viel Geißeln vorhanden, daß dadurch die jungen, feineren und vermutlich stets schwerer färbbaren verdeckt werden würden. Bei vielen Stäbchenbakterien mit diffusen Geißeln bemerkt man, daß dieselben nur auf der einen Hälfte der Zelle stehen, während der andere Pol bis nahe zur Mitte frei ist. Die Möglichkeit wäre nicht ausgeschlossen, daß das Wachstum der Zelle ein terminales, polares ist und sich in dem neu hinzugewachsenen Stück die Geißeln noch nicht entwickelt haben. Aber Zustände in der Form der Geißeln, welche eine solche Annahme stützen könnten, habe ich nicht beobachtet.

Im allgemeinen kann man sagen, daß die Bildung der Geißeln unter günstigen Bedingungen mit großer Regelmäßigkeit vor sich geht. Es giebt aber Arten, bei denen uns die günstigsten Bedingungen für die Geißelbildung noch unbekannt sind, und die sehr empfindlich gegen geringe Aenderungen in denselben zu sein scheinen, so daß sonst lebhaft bewegliche Arten mitunter ganz unbeweglich erscheinen.

Wiederholt ist in letzter Zeit die Frage aufgeworfen worden, ob es Bakterien giebt, die zeitweise in geißellosen Rassen auftreten, und

ob es nicht vielleicht auch jetzt als nicht beweglich bezeichnete Arten giebt, welche unter Umständen einmal Bewegungsvermögen erlangen können. Nach meinen, an mehreren hundert Arten hierüber angestellten Versuchen glaube ich auf diese Frage eine endgiltige Antwort geben zu können.

Die Bildung von Geißeln ist nur einem Teil der Bakterienarten eigen, ein anderer Teil bildet niemals irgend welche Bewegungsorgane und bleibt deshalb stets unbeweglich. Aber die Bildung von Geißeln und damit das Uebergehen in einen beweglichen Zustand, ist von sehr verschiedenen Bedingungen abhängig, welche für jede Art anders sind. Manche Arten sind in weiten Grenzen unabhängig, andere sind sehr empfindlich und werden durch kleine Aenderungen in den Lebensbedingungen zur Beweglichkeit oder Unbeweglichkeit gebracht. Der Bacillus prodigiosus ist beispielsweise gewöhnlich unbeweglich, er wird aber sehr lebhaft beweglich, wenn er bei Blutwärme gezogen wird. Manche Arten büßen allmählich durch fortgesetzte Züchtung auf festen Nährböden ihr Bewegungsvermögen ein, erlangen es aber sofort wieder, wenn sie in einer ihnen zusagenden Kulturflüssigkeit gezüchtet werden. Hierher gehört beispielsweise der Organismus der asiatischen Cholera. Hauptsächlich sind es Alter der Kultur, Temperatur, Beschaffenheit des Nährbodens und Beleuchtungsverhältnisse, welche auf die Bildung der Geißeln Einfluß haben, und meist wird das Wachstumsoptimum wohl auch mit dem Optimum für die Geißelentwickelung zusammenfallen. Daß aber eine Art durch irgend welche Verhältnisse dauernd die Fähigkeit, Geißeln zu bilden, verlieren könnte, habe ich niemals beobachten können.

Es kommt beispielsweise bei Microspira Comma gar nicht selten vor, daß man auch in ganz jungen Kulturen nur sehr wenige lebhaft bewegliche Individuen findet, während die übrigen entweder gar keine oder eine sehr träge Eigenbewegung zeigen. Gewöhnlich handelt es sich dann bereits um eine in der Kultur degenerierte Rasse, deren einzelne Individuen sich in verschiedenen Graden abnorm verhalten, krank sind. Indessen ist jedes Individuum wieder geißeltragende Nachkommen zu bilden fähig, wovon man sich leicht überzeugen kann, wenn man von einer solchen Kultur Platten ausgießt. In jeder einzelnen Kolonie findet man dann wieder bewegliche Individuen neben unbeweglichen, zuweilen wohl auch nur bewegliche. Meist wird es jedoch einer Veränderung der Kulturmethode bedürfen, um wieder eine durchaus bewegliche Rasse zu erzielen, und nicht immer wird man damit einen raschen Erfolg erreichen. Veränderung des Nährmediums ist jedenfalls die Hauptsache dabei, bei Microspira Comma hat mir eine Züchtung in flüssigem Blutserum die besten Dienste gethan; auch Bouillon reicht in vielen Fällen aus, um aus einer schwach beweglichen Rasse eine lebhaft bewegliche zu erhalten. Der hohe Grad der Beweglichkeit hält dann in der Regel auch längere Zeit an und bleibt auch bei Kulturen auf festen Nährböden bestehen. Bei anderen Arten eignen sich andere Nährsubstrate, bei Proteus vulgaris, der auch mitunter schwächer beweglich wird, ist eine Abkochung von Erbsen eine sehr geeignete Kulturflüssigkeit, um eine bessere Beweglichkeit zu erzielen. Ein völliger Verlust der Fähigkeit, Geißeln zu bilden, ist jedoch, wie dies auch von vornherein zu erwarten ist, weder von mir noch von anderen jemals mit Sicherheit beobachtet worden, in allen Fällen ist durch geeignete Aenderung

der Lebensbedingungen wieder der ursprüngliche geißeltragende Zustand zu erzielen.

Von besonderer Bedeutung bei der Untersuchung der Begeißelung der Bakterien ist jedoch der Umstand, daß manche Arten für gewöhnlich sich in einem unbeweglichen geißellosen Zustand befinden und nur zeitweise in einen Schwärmzustand übergehen. Die Bedingungen hierfür sind noch nicht genügend bekannt; nicht immer dürfte der Schwärmzustand der Ausdruck für die üppigste Vegetation sein. Beim Bacillus subtilis ist die Schwärmbewegung am lebhaftesten bald nach der Keimung der Sporen und während der ersten Entwickelung; sie wird später geringer und verschwindet schließlich beim Auswachsen der Zellen zu langen Fäden fast ganz, während die Zellteilung in diesem Zustande sicher eine weit lebhaftere ist. Bei Pseudomonas (Nitromonas) europaea scheint Schwärmbewegung und Höhe der Vegetation zusammenzutreffen. Am lebhaftesten scheint sie indessen stets dann zu sein, wenn der Organismus nach einer Ruheperiode durch veränderte äußere Verhältnisse zu neuem Leben erweckt wird. Andere Bakterienarten behalten ihre Bewegung so lange bei, als sie wachsen und sich teilen, ja selbst häufig noch während der Sporenbildung, was beispielsweise bei sehr vielen anaëroben Bacillen und auch von FISCHER einmal sogar bei Bacillus subtilis beobachtet wurde.

In flüssigen Nährsubstraten ist die Beweglichkeit aller Arten zweifellos eine größere als auf festen, sie sind indessen zum Nachweis der Geißeln deshalb wenig geeignet, weil man die Bakterien in viel weniger konzentriertem Zustande hat, als auf festen Nährböden. Man bringt deshalb, etwa aus Bouillonkulturen, auf die Deckgläschen weit größere Mengen organischer Substanzen zugleich mit den Bakterien mit, wodurch die Deutlichkeit und Reinheit der Präparate sehr wesentlich beeinträchtigt wird. Man wird deshalb bei Geißeluntersuchungen den festen Nährböden stets den Vorzug geben und unter diesen wieder denjenigen, welche durch die fermentativen Stoffwechselprodukte der Bakterien nicht verflüssigt werden, also in erster Reihe dem Agar-Agar. Nur diejenigen Arten, die sich auf festen Nährböden nicht züchten lassen oder schlecht Geißeln bilden, was häufig der Fall ist, muß man notgedrungen in flüssigen kultivieren. Hier eignen sich Abkochungen von Heu, Stroh, Rüben, Erbsen, Kraut u. s. w., die aber stark verdünnt sein müssen, um reine Präparate zu geben. Noch besser ist es, wenn man zur Geißelbildung diese Arten in Lösungen von organischen Salzen (insbesondere bernsteinsaures Ammon, milchsaures Natron, Asparagin) züchten kann. Durch Einlegen der lufttrockenen Deckgläschen in absoluten Alkohol werden, wie KOCH bereits angab, die Bakterien fixiert, und außerdem ein großer Teil der Nährsalze wieder abgewaschen, namentlich bei nachträglichem Abspülen mit Wasser, so daß man zuweilen Präparate von großer Reinheit erhält.

Freilich üben all diese verschiedenen Kulturmethoden auch einen gewissen Einfluß auf die Beweglichkeit der Bakterien aus; derselbe betrifft jedoch nur den Grad der Intensität und bewirkt höchstens noch, daß das eine Mal mehr, das andere Mal weniger bewegliche Individuen neben unbeweglichen vorhanden sind. Denn einzelne unbewegliche Individuen giebt es wohl in jeder Kultur. Auch kann die Zahl der Geißeln bei an und für sich geißelreichen Arten in geringen Grenzen schwanken, und die Länge der Geißeln etwas ver-

schieden sein, je nach der Zusammensetzung des Nährbodens und den übrigen in Frage kommenden Lebensbedingungen; aber alle diese Verschiedenheiten spielen keine Rolle gegenüber der Thatsache, daß eine bewegliche Bakterienart unter den Verhältnissen, die bei ihr Beweglichkeit begünstigen, auch unter allen Umständen beweglich ist und daß bei jeder Art die Geißeln unter allen Verhältnissen, unter denen sie überhaupt entwickelt werden, stets in derselben Art und Weise, also bei den einen an den Polen, bei den anderen über den ganzen Körper zerstreut entwickelt werden. Daß aber geißeltragende Bakterien unter ihnen nicht zusagenden Lebensbedingungen nach und nach ihre Beweglichkeit verlieren und selbst Generationen hindurch keine Geißeln mehr bilden, habe ich selbst beobachtet, namentlich bei den beweglichen Coccaceen. Ist man aber imstande, ihnen einen zusagenderen Nährboden zu geben, so stellt sich auch die Geißelbildung sofort wieder ein. Wir dürfen dabei nie vergessen, daß unsere „Reinkulturen" unter sehr unnatürlichen Verhältnissen leben.

Es giebt Bakterien, die, solange die vegetative Zelle überhaupt noch Lebensfunktionen irgend welcher Art verrichtet, beweglich sind. Sie schwärmen selbst dann noch umher, wenn sie schon nahezu reife Sporen enthalten. So beispielsweise der Rauschbrandbacillus und wahrscheinlich auch die Sumpfwasserbakterien L. KLEIN's (21). Bei diesen Arten bleiben also die Geißeln den Zellen bis zum definitiven Abschluß der Vegetation erhalten und verschwinden erst bei der Sporenreife, resp. beim Absterben der vegetativen Zellen. Bei anderen Arten dagegen ist die Schwärmfähigkeit von beschränkter Dauer, so beim Bacillus subtilis, beim Bacillus radicicola (BEYERINCK), bei einigen Nitromonaden (WINOGRADSKY). Bleiben nun bei diesen Arten die Geißeln nach dem Aufhören des Schwärmzustandes erhalten und verlieren nur ihr Bewegungsvermögen, oder gehen sie verloren?

Bei Bacillus subtilis hört das Schwärmstadium schon lange vor dem Beginn der Sporenbildung auf. Die einzelnen oder zu wenigzelligen Fäden verbundenen Zellen verlieren ihr Bewegungsvermögen und wachsen zu langen Fäden aus. Untersucht man derartige Fäden, so wird man meist gar keine Geißeln mehr an ihnen finden oder doch nur hin und wieder Gebilde, die etwas an Geißeln erinnern und den Schein erwecken, als ob es Geißeln gewesen sein könnten. Untersucht man aber eben zur Ruhe gekommene Zellen, so wird man noch sehr häufig mehr oder weniger deutlich die volle Begeißelung vorfinden. Zwischen diesen beiden Extremen liegen nun alle möglichen Zwischenstufen, die man auch zuweilen in einem Präparat vereinigt finden kann. Am meisten fällt dabei eine eigentümliche Veränderung der Geißeln auf, die sie noch am Bakterienkörper haftend erleiden. Sie scheinen nämlich viel dicker, aber schwerer färbbar zu werden. Dieser Zustand tritt mit dem Alter der bewegungslos gewordenen Zellen immer deutlicher hervor, bis schließlich die Geißeln als solche gar nicht mehr erkennbar werden, sondern einen breiten, schwach gefärbten Hof um die Zelle bilden, aus dem nur noch einzelne rundliche Fasern hervorragen. Dies ist auch der Fall bei Arten, die geringere Empfindlichkeit bei der Präparation zeigen, kann also nicht immer dieser zugeschoben werden. In frühen Stadien macht sich auch schon eine seltsame ringförmige Zusammenbiegung der Spitze

(FISCHER) geltend, die den beginnenden Zerfall der Geißel andeutet. Später verschwindet auch der Ring in einer breiten, schwach sich färbenden Schleimmasse. Die Geißeln werden also, wie auch FISCHER hervorhebt, nicht beim Verlust der Beweglichkeit abgeworfen, sondern sie bleiben am Körper der Bakterien haften und lösen sich allmählich unter Verschleimung auf.

Dieser Vorgang, der sich beim Erlöschen der Beweglichkeit in der angegebenen Weise normal vollzieht, ist aber auch eine häufige Folge der Präparation. Setzt man der Bakterienflüssigkeit plötzlich größere Mengen destillierten Wassers zu, oder ändert man nur überhaupt die Konzentration dieser Flüssigkeit zu plötzlich, so kommt es zu demselben Prozesse: die Geißeln rollen sich zunächst an der Spitze ein, quellen auf und verschleimen schließlich. Bei in dieser Hinsicht sehr empfindlichen Bakterien ist man kaum imstande, ganz tadellose Präparate zu erhalten, bei weniger empfindlichen ist ein ringförmiges Einrollen an der Spitze der Geißeln oder ein Verschleimen derselben stets — richtige Präparation vorausgesetzt — ein Zeichen des beginnenden Alters der Kultur. Dieses Altern der Kultur ist aber von unendlich verschiedenen Bedingungen abhängig und tritt je nach den Verhältnissen oft zu ganz verschiedenen Zeiten ein.

In allen Geißelpräparaten, in dem einen mehr, in dem anderen weniger, finden sich abgerissene, zwischen den Zellen liegende Geißeln sehr verschiedener Länge. LÖFFLER nahm an, daß es sich um abgestoßene ältere Geißeln handle, die durch jüngere nachwachsende ersetzt würden. Er glaubte dies namentlich daraus schließen zu können, daß er oft an Bakterien ganz kurze Geißeln neben solchen von normaler Länge sah. Nach FISCHER's Untersuchungen scheint aber ein solches Nachwachsen von Geißeln nicht (oder doch nur in sehr beschränktem Maße) stattzufinden, und ebensowenig dürfte ein Abstoßen der Geißeln vorkommen. Die zahlreichen kürzeren oder längeren einzelnen Geißeln dürften durch Abreißen von den Bakterienzellen losgelöst worden sein (FISCHER). Denn bei den lebhaften Bewegungen, die die Zellen und Geißeln während der Schwärmzeit machen, und der außerordentlichen Enge, in welcher sie sich in den künstlichen Kulturen nebeneinander bewegen, müssen sie sich notwendig fortwährend miteinander verwickeln, und dabei wird wohl oft genug eine Geißel fester mit einem anderen Stäbchen verwickelt sein, als sie an der Membran des eigenen hängt. Daß sie dann leicht bei entgegengesetzter Bewegung losgerissen wird, liegt auf der Hand.

Merkwürdigerweise sieht man sowohl solche einzelne Geißeln als auch solche, die an abgestorbenen, plasmafreien Zellen haften, noch sehr lange sich erhalten und färben, während diese zarten Gebilde an lebenden Zellen so leicht dem Untergange geweiht sind und sehr oft eher verschwinden, als zu wünschen wäre.

f) Bedeutung der Geisseln für die Systematik.

Ueberall, wo sich unter den Schizophyten begeißelte Formen finden, gehören sie wohl ausnahmslos den Bakterien an; die Geißeln bilden den Spaltalgen gegenüber wahrscheinlich ein sehr scharfes Unterscheidungsmerkmal. Bei keiner einzigen unzweifelhaften Spaltalge sind Geißeln als Bewegungsorgane nachgewiesen worden. Auch bezüglich des Schwärmzustandes, in den manche Spaltalgen übergehen sollen, was mit dem Auftreten begeißelter Zustände gleich-

bedeutend wäre, möchte ich mich etwas skeptisch verhalten. Ich möchte dabei betonen, daß Spaltalgen und blaugrüne Algen durchaus nicht ohne weiteres zu identifizieren sind, und daß in neuerer Zeit manche blaugrüne Algenart aus dem Rahmen der Spaltalgen ausgeschieden wird, weil sie, wie Glaucocystis Nostochinearum (17), nach ihrem inneren Bau viel höher organisiert ist. So rechnet man auch schon lange das prachtvoll blaugrün gefärbte Batrochospermum vagum zu den Rhodophyceen und nicht zu den Cyanophyceen. Ich glaube deshalb annehmen zu können, daß es sich oft um zwar blaugrün gefärbte, aber nicht den Spaltalgen zuzurechnende Arten handelt, bei denen Schwärmbewegung beobachtet wurde.

Uebrigens ist die Zahl der Beobachtungen über blaugrüne Schwärmzellen gering und erstreckt sich meines Wissens nur auf eine Mitteilung von Reinke (37) und zwei Angaben von Zopf (48). Zopf reklamiert auch mit Unrecht für die Spaltalgen die grünen Bakterienformen Engelmann's und van Tieghem's, die sicher nur gefärbte, zum Teil sogar endospore Bakterien sind oder teilweise vielleicht zu Stichococcus bacillaris gehören. Dagegen sind seine Angaben über Gliothrix tenerrima und eine nicht näher beschriebene Polycystis-artige — vielleicht mit der von Reinke beobachteten identischen — Form nicht ohne weiteres den Bakterien zuzurechnen. Bei Gliothrix ist die Färbung gering, und seit wir sicher chlorophyllhaltige Bakterien kennen, sehe ich keinen Grund, auch diese durch ihre außerordentliche Feinheit von anderen Spaltalgen sich unterscheidende Form den Bakterien zu überweisen. Die Angaben über die bewegliche Polycystis sind sehr dürftig; ebenso erfahren wir von Reinke nur, daß er intensiv blaugrüne Schwärmsporen beobachtete, „welche in ruhende, Chroococcus-artige Zellen übergehen, nach drei Richtungen sich teilen[1]) und durch Gallerte verbundene Kolonien bilden, aus welchen die einzelnen Zellen wieder auszuschwärmen vermögen".

Derartige Schwärmer gehören wahrscheinlich zu zwar blaugrün gefärbten, aber weit höher organisierten Algen und nicht zu den Spaltalgen. Es würde sich beispielsweise wohl stets ein deutliches Chromatophor und ein echter Zellkern in ihnen nachweisen lassen.

Sehen wir von diesen wenigen zweifelhaften oder falsch gedeuteten Fällen ab, so läßt sich wohl mit ziemlicher Sicherheit behaupten, daß alle Schizophyten mit Geißelbewegung den Bakterien zuzurechnen sind.

Hierzu ist zunächst noch zu bemerken, daß zwei Gattungen hinsichtlich der Bewegung sich abweichend verhalten, Spirochaeta, bei der die Ursache der Vorwärtsbewegung noch unbekannt ist, und Beggiatoa, die sich in jeder Beziehung den Oscillarien anschließt, überhaupt weit besser zu den Spaltalgen zu stellen wäre.

Innerhalb der einzelnen Familien ist die Begeißelung zur Unterscheidung von Gattungen ausgezeichnet geeignet; soweit wir wissen, sind diese Merkmale unveränderlich, und sie können nicht, wie die Sporenbildung, durch besondere äußere Einflüsse dauernd verloren gehen. Die Zahl und die Anhaftungsstelle, unter Umständen auch die Biegung der Geißeln, sind für einzelne Gattungen charakteristisch, diese Merkmale reichen aber nicht aus, alle Gattungen voneinander

1) Es ist also keine Merismopedia, wie Zopf, der die Angabe übrigens unrichtig citiert, behauptet.

zu unterscheiden. Man kennt innerhalb der ersten Familie einige Arten mit Geißeln und Teilung nach drei Richtungen des Raumes, die als Gattung Planosarcina der unbegeißelten Sarcina gegenübergestellt werden können, ebenso wie wir als Planococcus die begeißelten Parallelformen von Micrococcus bezeichnen können.

In der zweiten Familie reichen die Merkmale der Begeißelung allein zur Unterscheidung der Gattungen aus. Die unbegeißelten lassen sich zunächst als Gattung Bacterium zusammenfassen. Arten, welche diffuse, regellos am ganzen Körper stehende Geißeln besitzen, sollen am besten den Namen behalten, den der erste genauer bekannte Vertreter dieser Gattung (B. subtilis) erhalten hatte, Bacillus. Bei den Arten mit polaren Geißeln drängt sich die Frage auf: sollen die mit einzelnen polaren Geißeln versehenen Formen denen mit polaren Geißelbüscheln in einer besonderen Gattung gegenübergestellt oder sollen beide vereinigt werden? Ich hatte mich in meiner kleinen Uebersicht für das letztere entschieden, während FISCHER beide Formen trennte. Die Gründe, welche mich damals für die Vereinigung bestimmten, sind auch jetzt noch für mich maßgebend:

1) Man findet zwischen Arten mit einer polaren Geißel und Arten mit aus vielen zusammengesetzten Büscheln alle Uebergänge, also Arten mit 2, 3, 4 u. s. w. polaren Geißeln.
2) Die Zahl der Geißeln an einem Pole ist nicht konstant, selbst eingeißelige Formen zeigen nicht selten Individuen mit 2 oder selbst 3 polaren Geißeln, ebenso wie Arten mit nur 3 polaren Geißeln häufig Individuen mit 1—2 polaren Geißeln zeigen. Es existiert also keine scharfe Grenze zwischen eingeißeligen und vielgeißeligen Formen, dieselbe müßte vielmehr willkürlich gezogen werden.
3) Die Geißeln der eingeißeligen Formen zeigen die gleiche wellenförmige Biegung wie die der vielgeißeligen, es besteht also in der Form der Geißeln kein solcher Unterschied wie zwischen Microspira und Spirillum.

Ich glaube aber, daß es weit besser ist, hinsichtlich der Aufstellung von Gattungen eher zu vorsichtig zu sein, als solche auf nicht völlig sichere Merkmale zu begründen. Die Verwirrung würde durch das letztere Verfahren jedenfalls noch weiter vermehrt werden.

Bei den Schraubenbakterien endlich können wiederum zwei Gattungen von vornherein ausgeschieden werden; Spirosoma mag alle überhaupt unbeweglichen, starren Formen umfassen, Spirochaeta dagegen die zwar beweglichen, flexilen, aber unbegeißelten. Denn der Nachweis von Geißeln ist bei der letzteren Gattung noch nicht geglückt, und wenn er einmal erbracht würde, so wäre die große Flexilität des Körpers bei Spirochaeta immer noch ein genügend hervorragendes Merkmal, um sie von den anderen Schraubenbakterien zu unterscheiden. Eine Parallelform zu Bacillus, d. h. Schraubenbakterien mit über den ganzen Körper zerstreuten Geißeln, ist unbekannt, dagegen giebt es zwei Parallelformen zu den polar begeißelten Stäbchenbakterien, Microspira und Spirillum.

Microspira besitzt wie Pseudomonas wellig gebogene Geißeln, die meist nur in der Einzahl vorkommen; einzelne Individuen haben aber auch 2, zuweilen sogar 3 Geißeln an einem Pol. Diese Erscheinung tritt bei allen Arten hin und wieder auf; ja, es giebt sogar Rassen (z. B. bei M. Comma), welche vorwiegend 2-geißelige Zellen haben.

Ueber 3 steigt aber die Zahl der Geißeln an einem Pol nicht, und diese zeigen stets die gleiche wellige Biegung.

Die Gattung Spirillum dagegen besitzt Geißeln, welche mit wenigen Ausnahmen (Sp. rufum.) nur sehr schwach gebogen sind, nicht wellig, sondern nur Bogen eines Kreises mit verhältnismäßig großem Radius darstellend. Schon die Form der Geißeln, selbst wenn man ihre Zahl nicht ermitteln kann, giebt also Aufschluß über die Gattung. Außerdem stehen aber die Geißeln stets in Büscheln zusammen, und ich habe nie weniger als 5, meist aber 7—10 in einem Büschel gesehen. Wo weniger als 5 Geißeln in einem Büschel stehen, liegt entweder ein defektes Exemplar vor (selten bei Spirillum), oder es sind mehrere Geißeln zu einem Strange verklebt, und man bemerkt dann stets eine oder mehrere sehr dicke und meist auch gestrecktere Geißeln, die sofort auf ihre Zusammensetzung aus mehreren schließen lassen.

Bei den Chlamydobacteriaceen liegen die Verhältnisse anders; hier sind nur bei Cladothrix Schwärmzustände bekannt.

Daß die Geißeln als ein hervorragendes morphologisches Merkmal sofort Eingang in die Systematik finden würden, war zu erwarten, als durch LÖFFLER's Färbemethode ihr Nachweis allgemein möglich wurde. Der erste, der sie zur Einteilung verwendete, ist wohl MESSEA (29) [1]). Er teilt die Bakterien ein in:

I. Gymnobacteria, ohne Geißeln.
II. Trichobacteria, mit Geißeln.
   1) Monotricha, mit einer polaren Geißel an einem Pol,
   2) Lophotricha, mit Geißelbüschel an einem Pol,
   3) Amphitricha, mit Geißeln an jedem Pol,
   4) Peritricha, mit über den ganzen Körper zerstreuten Geißeln.

Zunächst ist ein Unterschied zwischen Formen, die nur an einem Pol, und solchen, die an beiden Polen Geißeln tragen, nicht vorhanden; es hängen diese Erscheinungen vielmehr völlig von Entwickelungsstadien ab. Dann aber würde die Einteilung eine durchaus unnatürliche sein, nicht weil Bacillus anthracis und B. subtilis auseinandergerissen werden, wie der Referent KRUSE angiebt, denn diese Organismen gehören weder morphologisch noch entwickelungsgeschichtlich so nahe zusammen, sondern weil einzelne Gattungen, wie die Monotricha und die Lophotricha, die heterogensten Formen, die wir in 3 verschiedenen Familien unterbringen, beherbergen würden.

Ich selbst veröffentlichte im Oktober 1894 eine Uebersicht über dasselbe System, welches hier weiter ausgeführt wird. Bald darauf erschien die Arbeit von FISCHER, welcher ebenfalls die Geißeln als Einteilungsprinzip benutzt, daneben aber noch die Sporenbildung, so daß er für die Stäbchenbakterien zu einem sehr gattungsreichen System gelangt. Indessen lassen sich die Gattungscharaktere, soweit sie von der Sporenbildung abgeleitet werden, wegen ihrer Unzuverlässigkeit nicht aufrecht erhalten. Das System ist an anderer Stelle bereits besprochen, und es ist hier nur noch hervorzuheben, daß bei den Stäbchenbakterien eine scharfe Trennung von Formen mit einer polaren Geißel und solchen mit polaren Geißelbüscheln nicht durchführbar erscheint.

---

1) Mir ist die Arbeit nur in dem Referat im Centralbl. f. Bakteriologie, Bd. IX, p. 106 zugänglich gewesen.

Litteratur.

1) **Ali-Cohen, Ch. H.**, *Eigenbewegung bei Mikrokokken*, *Centralbl. f. Bakt. Bd. VI* 1889 *No.* 2. — *Die holländisch geschriebene Arbeit: „Bewegingsverschydselen by micrococcen, Handelingen van het tweede Nederlandsch Natur- en Geneskundig Congres (Leiden, E. J. Briel,* 1889)" *war mir nicht zugänglich.*
2) **de Bary**, *Vorlesungen über Bakterien, II. Aufl.* 1887, *und Pilze*, 1884, *p.* 493.
3) **Bunge, R.**, *Ueber Geifselfärbung von Bakterien, Fortschritte d. Medizin Bd. XII* 1894 *No.* 12.
4) — — *Zur Kenntnis der geifseltragenden Bakterien, Fortschritte d. Medizin Bd. XII* 1894 *No.* 17.
5) — — *Weitere Mitteilungen über Geifselfärbung, Fortschritte d. Medizin Bd. XII* 1894 *No.* 24.
6) **Bütschli**, *Ueber den Bau der Bakterien, Leipzig* 1890.
7) **Cohn, F.**, *Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der mikroskopischen Algen und Pilze, Nov. Acta Vol. XXIV.*
8) — — *Untersuchungen über Bakterien, Beiträge zur Biologie der Pflanzen Bd. I Heft* 2, 1872.
9) — — *Untersuchungen über Bakterien II, Beiträge zur Biologie der Pflanzen Bd. I Heft* 3, 1875.
10) **Dellinger, W. H.**, *und* **Drysdale, J. J.**, *On the existence of flagella in Bacterium Termo, The Monthly microscop. Journal Sept.* 1, 1875.
11) **Dowdeswell**, *Note sur les flagella du microbe du choléra, Ann. de micrographie Bd. VI* 1889 *p.* 209.
12) **Ehrenberg**, *Die Infusionstierchen als vollkommene Organismen*, 1838.
13) — — *Ueber die seit* 27 *Jahren noch wohl erhaltenen Organisationspräparate des mikroskopischen Lebens, Abhandl. d. K. Akad. d. Wissensch. zu Berlin* 1862.
14) **Fischer, Alfred**, *Ueber die Geifseln einiger Flagellaten, Pringsheim's Jahrbücher für wissensch. Botanik Bd. XXVI* 1894 *p.* 187.
15) — — *Untersuchungen über Bakterien, Pringsheim's Jahrbücher für wissensch. Botanik Bd. XXVII* 1895 *p.* 1.
16) **Hessert, William**, *Geifselfärbung ohne Beize, Centralbl. f. Bakt. Bd. XVI* 1894 *p.* 846.
17) **Hieronymus**, *Beiträge zur Morphologie und Biologie der Algen. I. Glaucocystis Nostochinearum Itzigsohn, Beiträge zur Biologie der Pflanzen Bd. V Heft* 3, 1892.
18) **Hueppe**, *Formen der Bakterien, Wiesbaden* 1886.
19) — — *Naturwissenschaftliche Einführung in die Bakteriologie*, 1896.
20) **Klein, E**, *Zur Kenntnis der Geifselfärbung des Choleravibrio, Centralbl. f. Bakt. Bd. XIV* 1893 *p.* 618.
21) **Klein, L.**, *Ueber einen neuen Typus der Sporenbildung bei den endosporen Bakterien, Berichte d. Deutschen bot. Gesellsch. Bd. VII* 1889.
22) **Koch, R.**, *Verfahren zur Untersuchung, zum Konservieren und Photographieren der Bakterien, Beiträge zur Biologie der Pflanzen Bd. II Heft* 3, 1877.
23) **Kurth**, *Bacterium Zopfii, Bot. Zeitung* 1883.
24) **Löffler, F.**, *Eine neue Methode zum Färben der Mikroorganismen, insbesondere ihrer Wimperhaare und Geifseln, Centralbl. f. Bakt. Bd. VI* 1889 *p.* 209.
25) — — *Weitere Untersuchung über die Beizung und Färbung von Geifseln bei den Bakterien, Centralbl. f. Bakt. Bd. VII* 1890 *No.* 20.
26) **Maurea, G.**, *Ueber eine bewegliche Sarcina, Centralbl. f. Bakt. Bd. XI* 1892 *p.* 228.
27) **Mendoza, A.**, *Ueber einen neuen Micrococcus, Boletin de Medicine et Cirurgi, Madrid* 1888. — *Centralbl. f. Bakt. Bd. VI* 1889 *No.* 21.
28) **Menge, Karl**, *Ueber einen Micrococcus mit Eigenbewegung, Micrococcus agilis citreus, Centralbl. f. Bakt. Bd. XII* 1892 *p.* 49.
29) **Messea, Al.**, *Contribuzione allo studio delle ciglia dei batterii et proposta di una classificazione, Rivista d' Igiene Anno I No.* 14.
30) **Nägeli**, *Gattungen einselliger Algen.*
31) **Neuhaus**, *Ueber die Geifseln an den Bacillen der asiatischen Cholera, Centralbl. f. Bakt. Bd. V* 1889 *p.* 81.
32) — — *Verschiedenes über Mikrophotographie, Zeitschr. f. Mikroskopie Bd. V* 1888 *p.* 484.
33) **Nicolle, M.**, *et* **Morax, V.**, *Technique de la coloration des cils, Annales de l' Institut Pasteur VII* 1893 *p.* 554.
34) **Perty**, *Zur Kenntnis kleinster Lebensformen, Bern* 1852.
35) **Praxmowski, A.**, *Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte und Fermentwirkung einiger Bakterienarten, Leipzig* 1880.
36) **Prove, Oskar**, *Micrococcus ochroleucus, eine neue chromogene Spaltpilzform, Beiträge zur Biologie der Pflanzen Bd. IV Heft* 3, 1887.

37) **Reinke**, *Ueber Monostroma bullosum Thur. und Tetraspora lubrica Ktg., Pringsheim's Jahrbücher Bd. XI* 1878 *p.* 531.
38) **Rothert, W.**, *Ueber das Schicksal der Cilien bei den Zoosporen der Phycomyceten, Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch. Bd. XII* 1894 *p.* 268.
39) **Sakharoff, M. N.**, *Cils composés chez une bactérie trouvée dans les selles d'un cholérique, Annales de l'Institut Pasteur VII* 1893 *p.* 550.
40) **Sclavo**, *Di un rapido processo per la colorazione delle ciglia di alcuni microorganismi (Ministero dell' interno, Laboratori scientifici della direzione di sanità, Roma* 1893), *Referat Centralbl. f. Bakt. Bd. XV p.* 507.
41) **Strauss**, *Sur un procédé de coloration à l'état vivant des cils des certaines bactéries mobiles, Bullet méd.* 1892 *No.* 51 *p.* 1003.
42) **Trenkmann**, *Die Färbung der Geißeln von Spirillen und Bacillen, Centralbl. f. Bakt. Bd. VI* 1889 *p.* 433.
43) — — *Die Färbung der Geißeln von Spirillen und Bacillen, Centralbl. f. Bakt. Bd. VIII* 1890 *p.* 885.
44) **Warming**, *Om nogle ved Danmarks Kyster levende Bakterier, Kjöbenhavn.*
45) **van Ermengem**, *Nouvelle méthode de coloration des cils des bactéries, Trav. du Laborat. d'Hygiène et de Bactériol. de l'Univ. de Gand T. I* 1893.
46) **van Tieghem, M. Ph.**, *Sur les prétendus cils des bactéries, Bull. de la Société botanique de France T. XXVI* 1879 *p.* 87.
47) **Zettnow**, *Ueber den Bau der Bakterien, Centralbl. f. Bakt. Bd. X* 1891 *p.* 689.
48) **Zopf**, *Zur Morphologie der Spaltpflanzen*, 1882.
49) — — *Die Spaltpilze, III. Aufl.* 1885.

3. Kapitel. Wachstum und Teilung der Zelle.

Der Teilungsvorgang der Bakterienzelle ist, soweit unsere gegenwärtigen Hilfsmittel denselben zu verfolgen gestatten, ein außerordentlich einfacher. Eine deutliche Veränderung in dem Zellinhalt ist unmittelbar vor der Teilung bei den weitaus meisten Bakterien bisher nicht wahrzunehmen, und alle Angaben, die sich auf die Rolle eines etwa vorhandenen Zellkerns oder Centralkörpers beziehen, müssen so lange zunächst noch unberücksichtigt bleiben, als das Vorhandensein eines solchen an sich noch nicht sichergestellt ist.

Das erste sichere Merkmal des Teilungsvorganges ist das Auftreten einer helleren, stärker lichtbrechenden, sehr zarten Linie in der Zelle, die wahrscheinlich schon die Zellmembran darstellt. Ich möchte hierbei mitteilen, daß mir Färbungen irgend welcher Art keine Dienste geleistet haben, namentlich wenn dieselben an Deckglastrockenpräparaten ausgeführt wurden. In diesem Falle waren die Teilungsstadien viel undeutlicher als an ungefärbten lebenden Zellen. Etwas besser ließen sich die Details erkennen an lebend gefärbten Bakterien; als besten Farbstoff kann ich Viktoriablau empfehlen, der in sehr geringen Mengen (1 : 100000) in wässeriger Lösung angewendet wird. Am deutlichsten sind jedoch die Teilungszustände zu erkennen, wenn man die Zellen in flüssige Nährgelatine einbettet und das Deckglas aufdrückt, bis die Gelatine erstarrt ist. Die Zellen schrumpfen hierdurch nicht, da sie ja ohnehin auf diesem Substrat gewachsen sind, sie heben sich aber weit deutlicher gegen die Gelatine als gegen Wasser ab.

Sieht man das Auftreten dieser helleren Linie in der Zellmitte als bereits vollzogene Zellteilung an, so kann man bei genauer Untersuchung einen prinzipiellen Unterschied in der Art des Teilungsvorganges bei den Mikrokokken einerseits und den übrigen Bakterien

andererseits feststellen. Die Teilungswand tritt bei den Mikrokokken auf, bevor sich irgend eine Längsstreckung der Zelle erkennen läßt, während alle übrigen Bakterien vor der Teilung deutlich nach einer Richtung sich strecken. Bei denjenigen Coccaceen, deren Teilung nur nach einer Richtung des Raumes erfolgt, findet eine Vergrößerung der Zelle vor der Teilung überhaupt nicht statt, oder doch nicht gerade nur in der Richtung, welche durch die Teilungswand senkrecht geschnitten wird; es kommt, wie man das namentlich am Streptococcus erysipelatos gut beobachten kann, dagegen nicht selten bei einzelnen Zellen vor, daß sie überhaupt, aber stets nach allen Richtungen gleichmäßig an Volumen zunehmen. Dies letztere gilt als Regel für diejenigen Coccaceen, welche sich nach zwei oder drei Richtungen des Raumes teilen. Hier findet eine Vergrößerung der Zellen unter vollständiger Wahrung der Kugelform vor der Teilung fast regelmäßig statt; nur unter ungünstigen Lebensbedingungen unterbleibt diese Vergrößerung. Die auftretende Teilungswand zerlegt also den Coccus in zwei gleiche Kugelhälften. Im Falle die Teilung nur nach einer Richtung des Raumes geschieht, rücken nach der Teilung die beiden Tochterzellen auseinander, indem sich gleichzeitig die Kugelhälften in entsprechender Weise zu Vollkugeln ergänzen, so daß es aussieht, als wenn die Mittelpunkte zweier ursprünglich konzentrischer Kreise voneinander entfernt werden und die Peripherien der Kreise sich in immer kleinerem Bogen schneiden, bis sie schließlich sich an einem Punkte nur noch berühren. Freilich sieht man in dem Teil, wo sich die beiden Kreise schneiden, nicht Kreisbogen, sondern nur die Sehne, welche die ursprünglich ebene Teilungswand zwischen den beiden Tochterzellen darstellt und deren ebener Teil immer kleiner wird, je mehr die Zellen zu Vollkugeln auswachsen.

Bei denjenigen Coccaceen, deren Teilung nach zwei oder drei Richtungen des Raumes stattfindet, spielt sich der gleiche Vorgang nach zwei oder drei Richtungen ab, und es ist durchaus nicht notwendig, daß der eine bereits abgelaufen ist, ehe der andere beginnt. Wir finden nicht selten Teilungszustände, in denen zwei aufeinander senkrechte Teilungswände unmittelbar nacheinander in der Mutterzelle aufgetreten sind und diese in annähernd gleich große Kugelquadranten zerlegt haben. Bei Sarcina mag dann ebenso auch die dritte Teilungswand unmittelbar nach den beiden anderen auftreten, so daß die Zelle in 8 Kugeloktanten zerlegt wird, doch entzieht sich dieser Vorgang der direkten Beobachtung.

Der Vorgang der Zellteilung ist also bei den Coccaceen ganz analog demjenigen bei den coccogenen Spaltalgen. Sehr schön kann man beispielsweise bei Planococcus agilis den Teilungsvorgang beobachten und wird hier sehr oft Bilder finden, wie man sie bei dem größeren und durch seine intensive Färbung besser hervortretenden Chroococcus turgidus beobachtet.

Nicht immer findet aber eine vollständige Abrundung der Tochterzellen nach der Teilung statt; oft bleiben sie so eng aneinandergelagert, daß sie sich bei weiterem Wachstum an den Teilungsflächen gewissermaßen plattdrücken oder eigentlich ihre ebene Grenze von der Teilung an behalten. Dies ist mehr oder minder bei allen Sarcinaarten, aber auch bei vielen Mikrokokken der Fall. Es sieht dann zuweilen allerdings so aus, als wenn die Zellen sich in der Richtung der nun folgenden Teilung — d. h. senkrecht zu der auf-

tretenden Scheidewand — in die Länge gestreckt hätten, es ist dies jedoch in Wirklichkeit nur eine Folge der vorhergehenden Teilung und des gegenseitigen Druckes der beiden Zellen, welcher eine vollkommene Abrundung verhindert und deshalb den einen Durchmesser der Zelle etwas größer werden läßt als den anderen. Eine nachträgliche Streckung der Zellen in der einen Richtung findet nicht statt, und man kann an einzelnen Zellen stets beobachten, daß eine solche Streckung vor der Teilung niemals eintritt.

Ist der Teilungsprozeß ein sehr rapider, so kann man bei Streptokokken mitunter ganz eigentümliche Bildungen wahrnehmen. Die Teilungen folgen dann oft so rasch, daß die Zellen gar nicht Zeit haben sich abzurunden, und es entsteht dann eine Kette aus stäbchenförmigen Gliedern, deren Querdurchmesser mit der Längsrichtung der Kette zusammenfällt. Läßt die Intensität der Teilung nach, so runden sich auch diese Glieder ab, und die Kette besteht aus normalen Kokken.

Soweit meine eigenen Untersuchungen reichen, ist die Art der Teilung bei Coccaceen eine konstante; eine Art, die sich nur nach einer Richtung des Raumes teilt, behält diese Eigenschaft unter allen Verhältnissen bei und kann niemals dazu gebracht werden, sich einmal nach zwei oder drei Richtungen des Raumes zu teilen. Das Gleiche gilt von denjenigen Arten, welche sich nach zwei, und denjenigen, welche sich nach drei Richtungen des Raumes teilen. Hiernach würden sich bereits 3 entwickelungsgeschichtlich verschiedene Gattungen aufstellen lassen: 1) Streptococcus, Teilung nach einer Richtung des Raumes; 2) Micrococcus, Teilung nach zwei Richtungen des Raumes, und 3) Sarcina, Teilung nach drei Richtungen des Raumes. Nur bei WINOGRADSKY's Lamprocystis (4) soll zuerst eine Teilung nach drei, dann nach zwei Richtungen des Raumes erfolgen.

Bei den übrigen Bakterien findet die Teilung nur nach einer Richtung des Raumes statt, wenn man von der eigentümlichen Sporenbildung bei Crenothrix und von einigen noch wenig bekannten marinen Bakterien absieht. Gegenüber den Coccaceen ist diese Teilung dadurch charakterisiert, daß ihr eine zur Teilungswand senkrechte Streckung der Zelle vorhergeht. Es ist hier also ein entwickelungsgeschichtliches Merkmal gegeben, durch welches die Coccaceen scharf von den übrigen Bakterien getrennt werden. Der bisherige Unterschied zwischen Mikrokokken und Bakterien war ein sehr unsicherer; von den meisten Autoren wurden diejenigen Arten, welche bis $1^1/_2$ mal länger als breit sind, den Mikrokokken überwiesen. Daß dieser Unterschied ein nur gradueller ist und einen systematischen Wert nicht besitzt, liegt auf der Hand; es giebt zahlreiche Arten, welche gerade auf der Grenze stehen und bald als Micrococcus, bald als Bacterium oder Bacillus bezeichnet werden, wie dies beispielsweise mit dem Hostienpilz der Fall ist. Nach dem angegebenen Verhalten müssen aber alle Bakterien, deren Gestalt sich der Kugelform auch noch so sehr nähert, von den Coccaceen getrennt werden, sobald vor der Teilung eine Längsstreckung stattfindet.

Der Teilungsvorgang ist zwar sehr einfach, läßt aber doch einige Differenzen bei den verschiedenen Arten vorkommen. Bei allen erfolgt nach entsprechendem Längswachstum eine Querteilung der Zelle, indessen verhalten sich die Zellen nach der Teilung bei den ver-

schiedenen Arten nicht ganz gleich. Bleiben dieselben zu Fäden verbunden, so bemerkt man an den Teilungsstellen bald gar keine, bald eine geringere oder stärkere Einschnürung, was oft bei ein und derselben Art, ja oft an demselben Faden verschieden sein kann. Trennen sich jedoch die Zellen, so können dieselben einfach voneinander sich loslösen, ohne daß man vorher irgend welche besondere Eigentümlichkeiten wahrnimmt. Dies ist dann der Fall, wenn die Querwände der Zellen abgestutzt oder nur schwach abgerundet sind. Verjüngen sich jedoch die Zellenden, so spielt sich nach der Teilung ein ähnlicher Vorgang ab, wie bei den Mikrokokken. Das geteilte Stäbchen wird an der Teilungsstelle immer dünner, die ebene Teilungswand immer kleiner, bis die beiden Zellen in den extremsten Fällen nur noch an einem Punkt aneinanderhängen. Es sieht aus, als wenn die beiden Zellen auseinandergezogen würden, so daß sie an der Teilungsstelle immer dünner werden, bis sie schließlich dort auseinanderreißen. Ein besonders günstiges Untersuchungsobjekt lag mir in der Microspira nigricans vor, welche diese eigentümlichen, an die Teilungsvorgänge bei den Flagellaten erinnernden Verhältnisse mit besonderer Deutlichkeit zeigt, ebenso in KUTSCHER's Spirillum volutans (= Spirillum giganteum MIGULA, Fig. 5, Taf. V).

Es ist auch nicht unmöglich, daß thatsächlich bereits eine Einschnürung an der Stelle erfolgt, wo sich später die Scheidewand bildet, und daß die Einschnürung der Scheidewandbildung vorhergeht. Daß aber der Prozeß ganz ohne Scheidewandbildung verläuft, wie bei den Flagellaten, also eine einfache Einschnürung und Abschnürung, habe ich niemals beobachten können.

Was nun die feineren Details der Zellteilung anbelangt, so ist schon darauf hingewiesen worden, daß wir davon zur Zeit noch sehr unvollkommene Kenntnisse besitzen, und daß eine nähere Erforschung derselben zunächst von der Lösung der Zellkernfrage abhängig ist. Nur möchte ich auch hier hervorheben, daß die Untersuchungen von echten zweifellosen Bakterien ausgehen müssen und nicht von Organismen, deren systematische Stellung zunächst noch eine sehr zweifelhafte ist, wie die Gattung Chromatium, Beggiatoa u. s. w. Wir finden ja auch unter den endosporen Bakterien Formen, die an Größe jenen nicht nachstehen und sich auch wegen ihrer leichten Kultivierbarkeit weit besser eignen.

Ein solches Bacterium, welches sich in jeder Beziehung gut für die Untersuchung der Zellteilung eignet, ist Bacillus oxalaticus. Derselbe besitzt keinen Centralkörper, sondern es bildet sich an Stelle desselben eine große centrale Vakuole, welche das anfangs homogene Plasma an die Wand drängt. In diesem Plasma treten später größere, ihren Eigenschaften nach dem Chromatin ähnliche Körnchen auf, deren Rolle zunächst jedoch völlig unbekannt ist. Allmählich bildet sich gewöhnlich in der Mitte der Zelle eine ringförmige Plasmaanhäufung, welche rasch nach dem Innern zu wächst und schließlich als Scheibe die centrale Vakuole in zwei Hälften teilt. Auch die chromatinartigen Körnchen treten teilweise in diese Plasmascheibe oder Plasmabrücke über. Nach einiger Zeit bemerkt man dann von der Zellwand her lichtere Vorsprünge in die Plasmascheibe eindringen, welche als eine ringförmige Neubildung von Membran zu deuten sind. Dieselben rücken allmählich immer weiter vor, bis sie im Centrum zusammenschließen und die neue Scheidewand zwischen den beiden

Zellen darstellen. An etwas längeren Fäden kann man oft alle Stufen vom Beginn bis zur Vollendung der Scheidewandbildung gleichzeitig sehen. Die Zeit, welche vom Beginn der Plasmaringbildung bis zur vollständigen Entwickelung der Scheidewand verfließt, ist sehr verschieden, aber wesentlich länger als man nach dem raschen Wachstum einer Kultur des Bacillus oxalaticus annehmen sollte. Bei ca. 20° C. vergehen meist 3—4 Stunden, und nur dadurch, daß sich in einer Zelle gleichzeitig mehrere derartige Teilungsvorgänge abspielen können, wenn sie auch zu verschiedenen Zeiten beginnen, ist es erklärlich, daß man dennoch alle halbe Stunden etwa eine vollzogene Teilung in einer Zelle annehmen kann. Aehnliche Verhältnisse habe ich auch bei einigen anderen endosporen Arten beobachtet, doch weniger deutlich, weil hier die Kleinheit der Zellen hinderlich war. Namentlich konnte ich das Auftreten der Zellwand bei keinem anderen Organismus so gut verfolgen, während die Teilung der Vakuole durch eine Plasmascheibe bei den meisten größeren Arten leicht zu erkennen war.

Diese Vorgänge sind aber mit unseren jetzigen optischen Hilfsmitteln nur bei den größeren Formen wahrzunehmen, und wenn man auch annehmen darf, daß sie sich bei den kleineren nicht anders abspielen werden, so ist es doch auch nicht unmöglich, daß es hier zur Bildung größerer Vakuolen gar nicht kommt und also auch die Teilung der Vakuole und die Bildung einer Plasmabrücke gar nicht eintreten.

Die Scheidewand zwischen zwei Zellen ist ursprünglich jedenfalls sehr zart; vielleicht ist es der später bei der Trennung der Zellen verschleimende Teil, der zuerst abgeschieden wird und an den sich dann beiderseits die festeren, nicht verschleimenden Membranbestandteile anlagern. Diese Annahme würde auch mit der Thatsache übereinstimmen, daß sich die ganz jungen Zwischenwände bei vorsichtiger Behandlung ebensowenig färben wie die verschleimten Teile der übrigen Membran.

Das Auftreten von Scheidewänden in einer stäbchenförmigen Zelle geschieht in ganz analoger Weise wie etwa bei Oscillaria; man findet solche Scheidewände in allen Stadien der Entwickelung, also alle Stadien der Zellteilung. So ist es auch zu erklären, daß manche Forscher bei Bakterien, die man als lange Stäbchen kennen gelernt hat, annehmen, die Zellen wären bei diesen Arten beinahe isodiametrisch, und jedes Stäbchen würde aus einer ganzen Anzahl solcher Zellen gebildet. Dies ist beispielsweise für B. subtilis, für den Milzbrandbacillus mehrfach, neuerdings insbesondere von Lüpke (2), behauptet worden. Allein diese Ansicht ist insofern nicht ganz richtig, als es sich bei diesen isodiametrischen Abschnitten nicht um fertige, sondern um werdende Zellen handelt, und die ausgewachsenen, also normalen, vor der Sporenbildung stehenden Zellen, die die weiteren Zellteilungen eingestellt haben, thatsächlich länger, stäbchenförmig sind. Man wird übrigens nicht bloß bei diesen beiden genannten Arten solche Teilungserscheinungen finden, die zu der Annahme Veranlassung geben können, es handle sich hier um vollständig entwickelte Zellen, sondern bei allen anderen längeren Stäbchen, die groß genug sind, um die Beobachtung dieser Verhältnisse zu gestatten. Vielleicht findet ein ähnlicher Vorgang überhaupt ganz allgemein bei lebhaftem Wachstum statt und wird bei den eigentlichen Mikrokokken nur wegen der

Kleinheit der Zellen nicht bemerkt. Dagegen trifft man mitunter bei Streptokokken und Sarcinen auf Bilder, die es zum mindesten sehr wahrscheinlich machen, daß sich bereits neue Teilungsvorgänge einleiten, ehe die alten schon abgeschlossen sind. Während des üppigsten Wachstums sieht man die Streptokokkenfäden oft ganz eigentümliche Zellen bilden. Es sind scheibenförmige, sehr flache Zellen, die wie die roten Blutkörperchen zu kleinen Rollen aneinandergelagert sind. Hier scheinen die Querwände auch noch nicht überall vollkommen entwickelt zu sein, während sich schon neue zu bilden beginnen. Noch deutlicher ist es bei großen Zellen der Sarcina zu beobachten; hier hat sich ein Würfel noch gar nicht vollständig aus einer Zelle gebildet, und schon macht sich das Bild einer neuen Zellteilung sichtbar (vergl. Taf. V, Fig. 4).

Uebrigens ist das Auftreten von Scheidewänden, namentlich der Beginn der Zellteilung am schwersten in denjenigen Entwickelungsstadien zu verfolgen, in welchen eine sehr stürmische Teilung vor sich geht, also ganz besonders in jungen Kulturen. Hier ist der Zellinhalt oft noch ganz homogen, und es zeigen sich weder Vakuolen noch Körnchen, die immerhin das Auffinden solcher Teilungsstellen erleichtern. Am besten sind die Teilungserscheinungen an großen Coccaceen gegen das Ende der Vegetationsperiode zu erkennen, ebenso an einigen sehr dicken Stäbchenbakterien, viel schlechter bei den oft sehr dicken Schraubenbakterien. Bei manchen Mikrokokken treten nach der Zellteilung noch Erscheinungen auf, die man auf den ersten Blick als etwas Abweichendes von der gewöhnlichen Teilungsweise halten könnte. Thatsächlich sind auch manchen Arten als besonders charakteristisch diese Erscheinungen zugezählt worden. Es kommt nämlich gar nicht selten vor, daß die Tochterzellen nach längst vollzogener Teilung, noch an der Teilungsstelle abgeplattet, aneinander haften, zwischen ihnen jedoch nach Färbung der Präparate sich ein farbloser Spalt zeigt, der bald sehr fein, bald ziemlich groß und deutlich ist. Besonders beim M. gonorrhoeae ist er in die Augen fallend und von Bumm (1) als ein sehr charakteristisches Merkmal hervorgehoben worden. Ebenso finden sich Angaben in der Litteratur über das Vorkommen eines sehr feinen Spaltes beim Micrococcus aureus. Ich selbst habe diesen Spalt bei entsprechend vorsichtiger Färbung noch bei vielen anderen Mikrokokken beobachtet und kann noch hinzufügen, daß er bezüglich seines Vorhandenseins oder Nichtvorhandenseins, sowie seiner größeren oder geringeren Breite sehr wesentlich vom Substrat abhängig ist. Dieser Spalt ist nämlich nichts anderes als die verschleimende Zellmembran der Tochterzellen, welche, sobald sie in den gallert- oder schleimartigen Zustand übergeht, mehr und mehr die Fähigkeit, Farbstoff zu speichern, verliert.

Wie bereits erwähnt, quillt die Membran der Bakterien an ihrer Außenfläche immer mehr oder weniger auf und verschleimt sogar zuweilen, verliert aber gleichzeitig das Vermögen, sich mit den bei Bakterien üblichen Tinktionsmitteln zu färben. Sehr große Gallertmembranen besitzt Leuconostoc etc. Aber diese Gallertmembranen bilden sich wie bei dem eben genannten Organismus nicht allein je nach dem Nährboden sehr verschieden aus in Bezug auf Mächtigkeit, sondern auch in Bezug auf Festigkeit. Wenn sie sehr fest sind, so hindern sie auch eine Zeitlang die Abrundung der Zellen, und die ursprünglich ebene Wand zwischen den Tochterzellen bleibt zunächst

auch eben, nimmt aber doch Wasser auf und beginnt in der Mitte zu vergallerten. In diesem Stadium stellt sich nun der Spalt zwischen den Tochterzellen ein, den man an schwach gefärbten Präparaten erkennen kann (Taf. V, Fig. 2). Je nachdem nun ein Nährsubstrat die Bildung von festen Gallertmembranen begünstigt oder nicht, kann man den Teilungsspalt an ein und demselben Organismus wahrnehmen oder vermissen. Denn es ist klar, daß, wenn die Membranen rasch vergallerten und sehr weich werden, sie dem Turgor der Tochterzellen keinen starken Widerstand entgegenzusetzen vermögen und sich die Abrundung der Zellen vollzieht, ehe sich noch infolge der Quellung der Teilungswand ein solcher „Teilungsspalt" recht entwickeln kann.

Es soll mit diesen Darlegungen der diagnostische Wert dieses Merkmals durchaus nicht bestritten werden, es handelt sich nur darum, der möglichen Annahme vorzubeugen, als handle es sich um eine durchaus eigenartige, von dem sonstigen Entwickelungsgang der Mikrokokken abweichende Erscheinung.

Wie schon bemerkt, kommt bei den Bakterien eine Längsteilung neben Querteilung nur bei den Kugelbakterien vor, bei allen Formen mit deutlicher Längsachse steht die Teilungsebene stets senkrecht auf dieser. METSCHNIKOFF (3) glaubt bei seiner Pasteuria ramosa eine Abweichung von dieser Regel gefunden zu haben. Aber nach Beschreibung und Zeichnung gehört dieser Organismus überhaupt gar nicht zu den Bakterien. Zu welcher Gruppe von Organismen Pasteuria zu stellen ist, läßt sich freilich nicht ohne weiteres angeben, aber so viel wird jedem Botaniker nach den Zeichnungen und der Beschreibung sofort klar sein, daß sie nicht ein Bacterium sein kann.

In anderen Fällen kann man namentlich bei Streptokokken eigentümliche Teilungserscheinungen wahrnehmen, die mit der Regelmäßigkeit der Zellteilung im Widerspruch zu stehen scheinen, aber ihre Erklärung in ganz anderen Verhältnissen als in der Zellteilungsfolge finden. Namentlich häufig findet man solche Bilder in Kulturen, die anfangs sehr üppig gewachsen sind und später nur langsam sich weiter entwickeln, sei es daß ein ungünstiger Temperaturwechsel eintrat, oder ein rascher wachsendes Bacterium die Kolonie zu überwuchern anfing. Dann nimmt man nicht selten wahr, daß aus dem Verbande einer Streptokokkenreihe eine Zelle sich dreht, so daß ihre weiteren Teilungen nicht mehr senkrecht zur Längsachse des Fadens erfolgen. Diese Drehung ist eine rein passive, durch Druck der benachbarten Zellen beim Wachstum erfolgende. Gewöhnlich teilt sich dann diese Zelle weiter, und es erscheinen dann Zweigbildungen an dem Streptokokkenfaden, die ihren Ursprung nach dem Gesagten nicht in einer Aenderung in der Teilungsrichtung, sondern in einer passiven Drehung der Zelle haben. Wenn man eine Reihe derartiger Erscheinungen im hängenden Tropfen verfolgt, kann man darüber gar nicht im Zweifel sein. Das erste, was man bei einer derartigen, scheinbar anormalen Zellteilung beobachtet, ist, daß eine Zelle des Fadens in der Regel nach der einen Seite zu etwas herausgedrängt wird. Ist das Wachstum vorher ein rasches gewesen, so sind die Streptokokkenzellen stets etwas länglich und noch nicht abgerundet, der Querdurchmesser — mit Bezug auf die Fadenachse — ist stets etwas größer als der eigentliche Längendurchmesser. Man kann deshalb auch leicht beobachten, daß bei dem Herausdrängen der Zelle

gleichzeitig eine Drehung derselben stattfindet. Dieselbe kann natürlich sehr verschieden groß sein, erreicht jedoch selten 90°, so daß die entstehenden Aeste meist schief von dem Streptokokkenfaden abstehen.

Eine andere Ursache für die scheinbare Aenderung in der Teilungsrichtung bei Streptokokken liegt in dem Umstand, daß in einer Kette sehr häufig einzelne Zellen absterben oder doch so wesentlich in ihrer Entwickelung gegenüber den anderen zurückbleiben, daß sie gewissermaßen von diesen überwuchert werden. Auch hierbei treten Verschiebungen ein, die später zu Zweigbildungen oder wenigstens scheinbar abnormen Zellteilungen Veranlassung geben. Weit weniger ist es der gegenseitige Druck benachbarter Zellketten, der eine Verschiebung der Teilungsrichtung mit sich bringt, da hierbei nur eine allmähliche Biegung der Fäden, niemals aber eine vollkommene Drehung einzelner Zellen herbeigeführt wird. Uebrigens ist eine ausgesprochene Astbildung nur selten zu beobachten, da diese Verschiebungen gewöhnlich erst eintreten, wenn die Zellteilung bereits erheblich nachgelassen hat, und es kommt dann auch meist nur zu 2—3 Teilungen der gedrehten Zelle.

Eine eigentümliche Stellung hinsichtlich der Zellteilung nimmt Bacterium merismopedioides Zopf ein (5). Dasselbe soll sich nach dem Autor anfangs nach einer Richtung teilen und Fäden von wechselnder Dicke bilden, später aber Kokkenform annehmen und sich nach zwei Richtungen des Raumes teilen. Da der Uebergang einer Stäbchenform in eine echte Kugelbakterienform aber von vornherein unseren gegenwärtigen Kenntnissen von den Bakterien widerspricht, so ist wohl als ziemlich sicher anzunehmen, daß dem Autor zwei völlig verschiedene Bakterienarten vorgelegen haben, zumal da auch eine zusammenhängende Untersuchung des Entwickelungsganges nicht erwähnt wird. Derartige Täuschungen sind in jener Zeit, als Zopf das Bacterium merismopedioides untersuchte, sehr natürlich gewesen, zumal man in den meisten Fällen noch gar nicht die Mittel hatte, sie uz vermeiden. Sollte übrigens thatsächlich bei Stäbchenbakterien eine Teilung nach zwei Richtungen des Raumes vorkommen, so würde dies ein hinreichender Grund sein, auf dieses Merkmal eine neue Gattung zu basieren, da sie den übrigen Gattungen dieser Gruppe entwickelungsgeschichtlich vollständig abweichend gegenüberstände. Einstweilen ist aber ein Vorkommen solcher Formen nicht anzunehmen, und es ist wahrscheinlich, daß in dem Bacterium merismopedioides 2 oder mehr Formen verschiedener Gattungen vereinigt sind.

Litteratur.

1) **Bumm**, *Der Organismus der gonorrhoischen Schleimhauterkrankungen, Wiesbaden.*
2) **Lüpke, F.**, *Zur Morphologie des Milzbrandbacillus, Repertorium f. Tierheilkunde Bd. LII* 1891 *p.* 71.
3) **Metschnikoff**, *Pasteuria ramosa, Annales de l'Institut Pasteur T. II* 1888 *p.* 165.
4) **Winogradsky**, *Beiträge zur Morphologie und Biologie der Bakterien* 1. *Heft* 1888.
5) **Zopf**, *Die Spaltpilze* 3. *Aufl.* 1885 *p.* 65.

4. Kapitel. Die Bildung von Zellverbänden.

Viele Bakterienarten treten fast ausschließlich in der Form der Einzelzelle auf, ohne sich jemals zu Verbänden zusammenzuschließen. Freilich besteht auch bei ihnen während der Zellteilung eine kürzere oder längere Zeit hindurch ein Verbundenbleiben der schon fertigen Teilungsprodukte, aber oft ist diese Zeit so kurz, daß man von einem eigentlichen Zellverband gar nicht reden kann, denn sowie die eigentliche Teilung vollkommen vollzogen ist, trennen sich auch die einzelnen Zellen voneinander oder bleiben höchstens deshalb zusammen liegen, weil keine äußere Veranlassung eine Lageveränderung bedingt.

Die Gestalt der Zellverbände ist bedingt durch die Gestalt und die Teilungsart der Einzelzellen, ihr Zustandekommen beruht teils auf Eigenschaften, die in der Art begründet sind, teils auf äußeren Bedingungen, hauptsächlich der Temperatur und Ernährung.

Bei den Coccaceen können die Zellverbände am mannigfaltigsten sein, entsprechend den verschiedenen Arten der Teilung nach einer, zwei oder drei Richtungen des Raumes. Bei den Stäbchenbakterien sind sie einförmiger und eigentlich auf die Fadenform beschränkt, entsprechend der einzigen Teilungsart, senkrecht zur Längsachse des Stäbchens. Bei den Schraubenbakterien gilt das Gleiche. Erst bei den Scheidenbakterien können wieder kompliziertere Verhältnisse auftreten.

Die einfachste Form eines Zellverbandes bei den Mikrokokken ist der Diplococcus, eine Form, die sich sowohl bei echten Streptokokken, als auch bei Mikrokokken oder Sarcinen finden kann. Man hat mitunter diese Form des Zellverbandes als eigene Gattung angesehen, aber mit großem Unrecht. Denn es ist, streng genommen, weiter nichts als eine eben geteilte Kugelzelle, und ein Diplococcus kann bei allen Gattungen der Coccaceen, selbst bei Sarcina vorkommen, selbst bei denjenigen Arten dieser Gattung, die uns gewöhnlich nur in Form typischer Pakete bekannt sind.

Die Diplokokkenform ist auch der unbeständigste aller Zellverbände; schon die nächste Zellteilung kann aus ihr eine Kette oder einen Tetracoccus machen, und bei einer folgenden kann sogar ein Paket daraus entstehen. Es ist also gänzlich unberechtigt, das Zusammenhängen zweier Zellen als einen Gattungscharakter zu betrachten, es ist eben nichts weiter als ein Teilungsstadium irgend einer beliebigen Kokkenzelle.

Freilich giebt es auch Arten, bei denen das Vorwiegen solcher Teilungszustände so in die Augen fällt, daß es ganz gut mit zur Charakterisierung dienen kann. Es liegt dann eben eine Eigentümlichkeit der Art vor, daß nach der Zellteilung die beiden Tochterzellen verhältnismäßig lange verbunden bleiben. Diese Eigentümlichkeit ist aber außerdem in der Regel auch noch von äußeren Umständen abhängig, so daß namentlich verschiedene Nährböden oft gänzlich verschiedene Anordnung der Zellen zeigen. So wächst Sarcina aurantiaca auf Agar meist in Diplokokkenform, der freilich Einzelzellen, Tetrakokken und unregelmäßige Zellgruppen beigemengt sind. In Heuaufguß dagegen bildet sie fast ausschließlich Pakete, welche auf Agar überhaupt nicht vorkommen. Streptococcus pyogenes bildet auf Agar häufig nur Diplokokken, während er sich in Bouillon

oft zu prachtvollen Ketten entwickelt. Ueberhaupt scheint es, daß in Flüssigkeiten die Bildung von Zellverbänden besser von statten geht als auf festen Nährboden.

Die zweite Stufe der Zellverbände bei den Coccaceen wird durch die Kette gebildet; sie tritt ausschließlich bei der Gattung Streptococcus auf, und wenn man eine kürzere oder längere Kette von Kugelzellen findet, so kann man ohne weiteres annehmen, daß es sich um einen Streptococcus handelt. Andererseits ist es aber durchaus nicht notwendig, daß alle Streptokokken in Kettenform auftreten müssen. Gerade der Streptococcus pyogenes kommt zuweilen nur in der Diplokokkenform vor, namentlich wenn Agarkulturen zur Untersuchung kommen. Es giebt auch Arten, welche auf Agar überhaupt keine Ketten bilden, sondern nur Diplokokken oder unregelmäßige Häufchen, bei denen aber die Streptokokkenform in Bouillon oder Heuaufguß sehr deutlich zur Ausbildung gelangt. Schließlich habe ich einige wenige Arten beobachtet, bei denen sich auf keinerlei Nährböden Ketten bilden, die aber dennoch zu den Streptokokken gehören, weil sie sich, wie die Beobachtung im erstarrten hängenden Tropfen lehrte, stets nur nach einer Richtung des Raumes teilen. Wahrscheinlich werden gegenwärtig noch vielfach Arten zur Gattung Micrococcus gestellt, die echte Streptokokken sind, bei denen aber eine Kettenbildung nicht stattfindet. Die meisten Coccaceen sind ja entwickelungsgeschichtlich noch gar nicht untersucht, und es ist bei ihnen unbekannt, ob sie sich nach einer, nach zwei oder drei Richtungen des Raumes teilen, wenn nicht zufällig die Form ihrer Zellverbände darüber Aufschluß giebt.

Ebensowenig ist man aber berechtigt, das Auftreten von 3 oder selbst 4 Zellen in einer Reihe unter allen Umständen als Streptococcus zu deuten, wenn diese Bildungen vereinzelt neben anderen Formen der Zellverbände oder neben Einzelzellen auftreten. Denn es kommt gar nicht selten vor, daß solche Zellreihen von geringer Gliederzahl entweder nur die Reste zerfallener größerer Zellverbände sind oder durch zufällige Aneinanderlagerung ursprünglich getrennter Zellen oder Diplokokken entstehen. So können zuweilen selbst bei Sarcina derartige kurze Ketten entstehen, wenn eine größere Zellgruppe sich auflöst. Eine Kante des Würfels kann dann noch zusammenhängen bleiben und eine kurze Kette darstellen. Oft hängt daran noch eine zweite Kante, so daß eine allerdings geknickte Kette von selbst 8 Gliedern entstehen kann, und wenn vollends noch Verschiebungen in dem Verbande eintreten, wie dies beim Zerfall größerer Verbände sehr häufig ist, so kann auch noch die Knickung verschwinden, und es präsentiert sich eine nur leicht gebogene mehrgliedrige Kette. Gleiche Verhältnisse können auch bei Mikrokokken eintreten, die größere Verbände in Tafelform bilden.

Allerdings wird man bei genauerer Untersuchung und bei Anwendung verschiedener Nährböden in solchen zweifelhaften Fällen stets vor Irrtümern bewahrt bleiben. Denn es treten, wenn es sich um Sarcinen oder Mikrokokken handelt, die größere Verbände bilden, was zur Bildung solcher Schein-Streptokokken erforderlich ist, stets auch regelmäßige Pakete oder Täfelchen auf, die den wahren Charakter des betreffenden Organismus nicht verkennen lassen.

Durch zufällige Aneinanderlagerung ursprünglich getrennter Zellen kommt es niemals zur Bildung längerer Ketten. Dagegen sind der-

artig entstandene Ketten von 3—5 Gliedern bei manchen Arten, die eine starke Schleimhülle besitzen, nicht selten, weil sehr oft mehrere Zellen, besonders auch Diplokokken infolge der starken Verschleimungen und Klebrigkeit an einander hängen bleiben. Man findet namentlich in Bouillonkulturen verschiedener Coccaceen, die nicht ausgesprochene Verbände anderer Art bilden, sehr häufig 3 Zellen zu einer kurzen Kette verbunden; meist sind solche Ketten auf die eben angegebene Weise entstanden.

Sowohl die Diplokokken- als auch die Kettenform findet ihre Analoga unter gewissen sehr kurzen Stäbchenbakterien, so daß es oft schwer wird zu entscheiden, ob ein Streptococcus oder ein Bacterium vorliegt. Ganz besonders zur Bildung der Diplokokkenform ist das Bacterium pneumoniae geneigt, dessen kurze Zellen sehr leicht Diplokokken vortäuschen können. Deshalb wurde er ja auch Diplococcus pneumoniae genannt, und es würde, wenn man nicht einzelne offenbar stäbchenförmige Zellen in jeder Reinkultur dieses Organismus zu beobachten Gelegenheit hätte, sehr schwer sein, ohne Beobachtung der Teilung auf das bloße Aussehen der Zellen hin zu entscheiden, ob es ein Diplococcus, resp. eine Coccacee überhaupt, oder ein Stäbchen sei. Aehnliche kurze Bakterienarten, die früher gewöhnlich zu den Coccaceen gestellt wurden, sind überaus häufig, und es wird manchem vielleicht auffallen, im speciellen Teil in der Gattung Micrococcus ganz gewöhnliche Arten wie Micrococcus luteus, violaceus, viticulosus etc. nicht aufgeführt zu finden.

Als dritte Form der Zellverbände wäre der Tetracoccus zu nennen, dessen vier Zellen wie die Ecken eines Quadrates liegen. Er würde die typische Teilungsform bei der Gattung Micrococcus vorstellen, findet sich aber außer bei dieser auch nicht selten unter bestimmten Ernährungsverhältnissen bei Sarcina. Im allgemeinen ist diese Zellverbandsform überhaupt nicht besonders häufig, weil die meisten Mikrokokken nach der Teilung sich voneinander trennen und nur bei wenigen Arten verbunden bleiben. Diese Arten, deren Zellen, zu je 4 angeordnet, kleine Täfelchen bilden, hat man früher als eigene Gattung Merismopedia angesehen. Die Verhältnisse liegen aber hier ganz ähnlich wie bei Diplococcus; so auffallend auch mitunter die Zellverbände erscheinen, so liegt kein Gattungsmerkmal in dieser Anordnung, sondern das Merkmal liegt in der Teilung nach 2 Richtungen des Raumes, welches auch denjenigen Mikrokokken zukommt, welche sich nach der Teilung sofort voneinander trennen. Das Merkmal der Zellanordnung zu je 4 oder einem Mehrfachen dieser Zahl in einer Ebene ist auch ein absolut inkonstantes und nicht einmal bei den einzelnen Arten konstant, sondern veränderlich nach der Art des Nährbodens, nach dem Alter der Kultur und selbst nach der Temperatur, bei welcher die Bakterien gewachsen waren. Bei dem im tierischen Gewebe so überaus charakteristisch gestalteten Zellverbande des Micrococcus tetragenus wird niemand, der den Organismus einmal gesehen hat, im Zweifel sein, um was es sich handelt. In Kulturen auf Agar sieht der Micrococcus tetragenus aber ganz anders aus (Taf. V, Fig. 3)[1]). Hier fehlt vor allem die große Schleimhülle, welche im Gewebssaft weit um das kleine, aus

1) Es handelt sich um ein Präparat, welches absichtlich nur ganz schwach gefärbt war, um die Teilungserscheinungen deutlich hervortreten

4—16 Zellen bestehende, oft etwas verschobene Täfelchen herum sichtbar ist; ferner treten aber, was in der Fig. 3, Taf. V, allerdings nicht so zum Ausdruck kommt, neben der Tetrakokkenform auch ebenso reichlich oder sogar meist überwiegend Einzelzellen und Diplokokken auf. Aeltere Kulturen zeigen sogar fast ausschließlich diese letzteren Zustände, und Tetrakokken kann man oft in einem ganzen Präparat vergeblich suchen. Auch hier bildet sich in flüssigen Nährböden die Tetrakokkenform in der Regel typischer und reichlicher aus als auf festen Substraten und scheint auch länger vor dem Zerfall bewahrt zu bleiben. Auch der Micrococcus gonorrhoeae tritt neben der Diplokokkenform häufig in der Tetrakokkenform auf, wenigstens im gonorrhoischen Eiter; sein Verhalten in künstlichen Kulturen habe ich daraufhin nicht näher untersuchen können.

Neben den echten Mikrokokken ist aber auch die Gattung Sarcina und beinahe in noch höherem Grade zur Bildung der Tetrakokkenform befähigt. Sehr viele Arten, die auf festen Nährböden überhaupt keine oder nur vereinzelte Pakete bilden, treten doch vielfach in dieser Form auf. Hierbei ist nicht etwa eine Aenderung des Teilungsmodus von Sarcina die Ursache, sondern ein rascherer Zerfall der Tochterzellen, noch ehe die Teilungen nach allen drei Richtungen des Raumes ausgeführt sind. Solche Sarcinaarten sind sehr verbreitet und bereits lange bekannt. Auch alle Arten der Gattung Planosarcina zeigen diese Eigentümlichkeit. Daß hier der Nährboden eine außerordentliche Rolle spielt, zeigt sich darin, daß manche Arten zwar in Heuinfus, aber nicht in Bouillon Pakete bilden (GRUBER 2), und daß sie dann oft auf Agar nur Einzelzellen und Diplokokken, in Bouillon außer diesen noch Tetrakokken besitzen, zu welchen Wuchsformen in Heuinfus noch die Pakete treten.

Die Tetrakokkenform hat also etwa denselben Wert als Wuchsform wie der Diplococcus; man kann eine Gattung nicht danach erkennen, und die Gattung Merista oder Merismopedia ist nicht hinreichend begründet. Der letztere Name würde schon deswegen nicht zu verwenden sein, weil er bereits an eine Algengattung vergeben ist.

Hierzu kommt noch, daß die Tetrakokkenform in ganz anderer Weise als durch Teilungsprozesse zustande kommen kann, ebenso wie dies bei der Kettenform der Fall sein kann. Bei der Auflösung größerer Sarcinapakete können sich Zellengruppen aus dem Verbande lösen, die zwar die Tetrakokkenform in typischer Weise zeigen, aber durchaus nicht den Teilungsvorgängen nach direkt zusammengehören. Ebenso kann sich, und dies ist ein sehr häufiger Vorgang, durch Zusammenlagerung von Diplokokken ein solcher Schein-Tetracoccus bilden, oft aus gar nicht durch Teilung einer Mutterzelle entstandenen Elementen, ja in Bakteriengemischen sogar aus verschiedenen Arten, weil ja derartige Bildungen überhaupt nur Zufallsprodukte sind. Selbst bei Streptokokken findet man hin und wieder falsche Tetrakokkenbildungen. Hat man jedoch eine Kultur, in der Tetrakokken in großer Anzahl vorhanden sind, so kann man sehr bald bei der Beobachtung im hängenden Tropfen feststellen, ob

zu lassen. Deshalb treten auch die Zellen nur schwach hervor. Die Anordnung zu je 4 ist in diesem Präparat viel deutlicher zu erkennen, als es sonst bei künstlichen Kulturen des Micrococcus tetragenus gewöhnlich der Fall ist.

es sich um Streptokokken, Mikrokokken oder Sarcinen handelt, denn die nächsten Teilungen müssen bereits darüber Aufschluß geben.

Der am höchsten entwickelte Zellverband, der bei den Coccaceen vorkommt, ist die typische Paketform der Sarcinen. Sie ist für diese Gattung geradezu charakteristisch und kommt nur durch ganz zufällige Uebereinanderlagerung zweier Tetrakokkentäfelchen auch bei Micrococcus vor. Dies ist aber ein so seltener Fall, daß er unbeachtet bleiben kann. Aber wie bereits erwähnt bilden, manche Sarcinen nicht immer Pakete, es kann vielleicht Arten geben, die überhaupt keine Pakete bilden, sondern auf jedem Nährsubstrat nach ein oder zwei Teilungen sich trennen. Vielleicht sind die von LINDNER beschriebenen Pediokokken solche nicht paketbildende Sarcinen. Die Zugehörigkeit zu Micrococcus oder Sarcina kann dann ebenfalls nur durch die Beobachtung der Teilungsvorgänge festgestellt werden.

Die Form und Größe der Pakete ist bei den verschiedenen Arten und auch nach den Nährsubstraten verschieden, am schönsten sind sie bei der in Mageninhalt gewachsenen Sarcina ventriculi (Taf. V, Fig. 4). Dieselbe Art bildet auf Agar keine Pakete, sondern nur Einzelzellen, Diplokokken und nur unregelmäßige Verbände, auch Tetrakokken sind selten. Sarcina marginata GRUBER und Sarcina vermiformis GRUBER bilden auch auf Agar schöne Pakete. Meist haben die Pakete nur 4—8 Zellen in einer Kante, es kommen aber auch, wenn auch selten, solche von 16—32, ja selbst bis 64 Zellen in einer Kante vor, so daß ein Paket also gewöhnlich 16—64, seltener 256, 1024 oder gar 4096 Zellen enthalten wurde. Bei so großen Zellverbänden ist aber die regelmäßige Form des Würfels nicht mehr gewahrt. Die Paketform erleidet bereits an verschiedenen Stellen eine Auflösung, und es bilden sich bereits wieder deutlich abgesetzte kleinere Pakete. Auch die Zellteilung ist dann nicht an allen Zellgruppen gleich weit vorgeschritten, oft findet man auf der einen Seite Zellen schon vollständig geteilt, während auf der anderen die Teilung kaum angedeutet ist. Deshalb ist auch die Zahl der in einem so großen Paket befindlichen Zellen nicht immer genau ein Vielfaches von 8, wie es theoretisch der Fall sein müßte. Alle Sarcinapakete zeichnen sich dadurch aus, daß die Zellen sehr eng aneinander liegen und keine Zwischenräume erkennen lassen. Sie sind infolgedessen auch nie rund, sondern würfelförmig abgeplattet, nur an den Außenflächen kommt es zu einer Abrundung. Bringt man aber ein solches Paket durch Quetschen zur Auflösung, so runden sich die vorher eckigen Zellen beim Nachlassen des Druckes sofort ab und bieten die typische Kugelform dar. Ganz dieselben Verhältnisse liegen bei Planosarcina vor, nur ist mir bisher von dieser Gattung keine Art bekannt geworden, die mehr als 64-zellige Pakete gebildet hätte. Merkwürdigerweise kommen bei dieser Gattung in flüssigen Nährsubstraten mehr Einzelzellen und kleinere Verbände vor als auf festen, vielleicht weil die Beweglichkeit in den ersteren größer ist und der Zusammenhang infolgedessen leichter gelockert wird.

Bei den Stäbchen- und Schraubenbakterien sind die Zellverbände naturgemäß viel einförmiger, hier handelt es sich nur um eine Fadenbildung. Die einfachste Form ist auch hier das Diplostäbchen, welches sehr häufig, namentlich bei den kürzeren Formen der Gattung Bacterium auftritt, z. B. bei Bacterium pneumoniae. Bei anderen Arten trennen sich die Zellen in der Regel sofort nach der Teilung, und

man kann annehmen, daß zwei zusammenhängende Zellen noch nicht völlig geteilt sind. Die weitere Entwickelung bildet naturgemäß der Faden. Diese Fadenbildung ist aber hier schon zuweilen von wesentlich anderer Bedeutung als das Zustandekommen von Paketen bei Sarcina. Sie ist nicht immer ein während der ganzen Entwickelungsperiode bestehender Zellverband, sondern bedeutet bei manchen Arten eine ganz bestimmte Entwickelungsstufe. Bei Bacillus subtilis, Bacterium anthracis und vielen anderen tritt die eigentliche Fadenbildung in flüssigen Nährsubstraten wenigstens erst unmittelbar vor der Sporenbildung auf, während die Zellen sonst einzeln oder nur in ganz kurzen Verbänden vorkommen.

Es giebt sehr viele Arten, bei denen die Fadenbildung fast ganz fehlt; wo sie hin und wieder in sehr mangelhafter Form auftritt, bemerkt man sofort den losen Zusammenhang der einzelnen Zellen an den Knickungen sowie an der Abrundung der Zellenden, die als Einschnürungen des Fadens auftreten. Bei diesen Arten sind die Fadenbildungen nicht notwendige Entwickelungsstadien, sondern zufällige Bildungen, die auch durch geeignete Nährböden begünstigt werden können.

Bei den Schraubenbakterien sind die eigentlichen Fadenbildungen weit seltener und wohl durchweg nicht notwendig in den Entwickelungsgang gehörig. Sie können aber in mehr oder minder entwickelter Form bei den meisten Arten auftreten. Am längsten sind sie bei Microspira Comma beobachtet worden, wo sich schraubige Fäden von einer Länge finden, daß bei starken Vergrößerungen die ganze Schraube nicht auf einmal übersehen werden kann. Solche Schrauben zeigen oft auch sehr regelmäßige Windungen, und die einzelnen Zellen sind in ungefärbten, oft auch in gefärbten Präparaten nicht zu erkennen; auf Jodzusatz treten die Zellwände sofort hervor; sie besitzen oft eine gewisse Aehnlichkeit mit einer großen Spirochaeta, nur fehlt ihnen die aktive Flexilität. Ihr Körper kann freilich ebenfalls Windungen und Biegungen machen, aber nur dadurch, daß er passiv entweder durch äußere Einwirkungen oder durch den eigenen Widerstand gegenüber der Ortsbewegung des begeißelten Endes dazu gezwungen wird. Dadurch und durch die Zusammensetzung aus mehreren Gliedern unterscheiden sich die Zellverbände der Microspira Comma und ähnlicher Arten von den Zellen der Spirochaeta plicatilis.

Ob Spirochaeta plicatilis wirklich nur eine einzige Zelle darstellt oder einen Zellverband, ist mir sehr zweifelhaft. Alle Versuche, eine Gliederung in einzelne Zellen sichtbar zu machen, sind mir bei dieser Art bis jetzt fehlgeschlagen. Ebensowenig gelang es mir bei Sp. dentium und Sp. Obermeieri, eine Gliederung zu erkennen. Die Kleinheit der Zelle steht aber vielleicht hindernd im Wege, und es gelingt später noch einmal, eine Zusammensetzung des Spirochaetafadens aus mehreren Gliedern nachzuweisen. Vorläufig erscheint er uns als aus einer einzigen Zelle bestehend und muß als solche gedeutet werden.

Die echten Spirillen treten nur selten in Form längerer Fäden auf; meist hängen nur 2—4 Zellen zusammen, dann, wie bei Spirillum volutans, oft sehr schöne und regelmäßige Schrauben bildend. Bei Spirillum Undula dagegen ist die Regelmäßigkeit in der Krümmung der Einzelzellen eine geringe und beeinträchtigt daher auch die Regelmäßigkeit der Schraubenwindungen. Verhältnismäßig lange Schrauben findet man bei Spirillum rubrum, dessen Einzelzellen etwa nur $^1/_3$

Windung einnehmen, und dessen längste Schrauben bis 20 und mehr Windungen zeigen. Die längsten Schrauben findet man oft in etwas älteren Bouillonkulturen.

Eine ganz andere Bedeutung haben die Zellverbände bei den Chlamydobakterieen. Hier sind sie weder zufällige Aneinanderreihungen, noch Entwickelungsformen von vorübergehender Dauer, sondern sie sind geradezu in ihrer verschiedenen Ausbildung Gattungscharaktere. Ihr Verband ist auch ein wesentlich festerer als bei den übrigen Bakterien, und diese Festigkeit findet auch in morphologischer Hinsicht einen Ausdruck durch das Vorhandensein einer den sämtlichen Zellen eines Verbandes gemeinsamen Scheide.

Durch diese Scheide werden die Zellen eines Verbandes in weit engere gegenseitige Beziehungen gebracht, als dies etwa bei den zu Fäden verbundenen Zellen des Bacillus subtilis der Fall ist. Wenn auch bei den Scheidenbakterien noch jede Zelle ein Individuum darstellt, welches, losgelöst von den anderen, eine Entwickelung für sich beginnen kann, so kann man doch nicht mehr mit demselben Rechte wie bei Bacillus subtilis sagen, daß jede Zelle z. B. eines Cladothrixfadens eine Pflanze repräsentiert, sondern der ganze Faden ist die Pflanze. Es liegen hier also bereits ganz ähnliche Verhältnisse vor wie bei höheren Pflanzen, bei denen man weder die einzelnen Zellen, aus denen sie zusammengesetzt sind, noch die ganzen Pflanzen selbst in dem Sinne als Individuen bezeichnen kann, wie etwa ein Säugethier oder einen Fisch. Denn bei diesen Organismen bildet das einzelne Individuum ein wirklich abgeschlossenes Ganzes, von dem man keinen Teil entnehmen kann, der selbst wieder zu einem Individuum würde. Ganz anders bei den höheren Pflanzen. Hier lassen sich oft aus den verschiedensten einer Pflanze entnommenen Teilen neue Pflanzen heranzüchten, es sind also eigentlich keine Individuen. Aber auch die einzelne Zelle stellt bei ihnen kein Individuum dar, denn sie kann sich aus dem Verbande mit den übrigen nicht herauslösen, um eine eigene Entwickelung zu beginnen. Bei den Scheidenbakterien ist der ganze Verband als Pflanze zu betrachten, denn der regelmäßige Bau des Verbandes und die gemeinsame Scheide berechtigen dazu. Aber im Gegensatz zu den höheren Pflanzen ist jede Zelle eines Verbandes ein Individuum, bei den fadenbildenden Stäbchenbakterien ist jede Zelle zugleich Individuum und Pflanze. Der Verband der Scheidenbakterien steht also bereits sehr viel höher und leitet, morphologisch betrachtet, zu dem Bau der höher organisierten Pflanzen über.

Die einfachste Form der Zellenverbände finden wir unter den Scheidenbakterien bei den Gattungen Streptothrix und Thiothrix. Dieselben bilden nur einfache, von einer Scheide umgebene Zellreihen von oft sehr bedeutender Länge. Bei Streptothrix ist die Scheide bald sehr zart und eng den Zellen anliegend, bald dicker und namentlich bei der Gonidienbildung etwas verquollen. Die Länge der Fäden ist sehr verschieden, weniger lange Fäden scheinen ohne Anwendung von Reagentien oft ungegliedert, in den längeren ist eher eine Gliederung wahrzunehmen. Auch nach den Arten ist die Länge der Fäden verschieden. Str. epiphytica bildet nur ganz kurze, wenigzellige Fäden, während diese bei Str. hyalina so lang sind, daß man sie nur selten einmal von einem Ende bis zum anderen unter dem Mikroskop verfolgen kann. Eine Auflösung des Verbandes findet

erst bei der Gonidienbildung statt; nur wenn durch äußere Eingriffe eine Knickung des Fadens vorgekommen ist. kann es zuweilen vorkommen, daß sich von der Pflanze Teilstücke ablösen und als eine Art Hormogonien neue Pflanzen bilden. Die Bedingungen, unter denen diese Bildungen aber entstehen. sind noch so gut wie völlig unbekannt.

Anders gestaltet sich bereits der Zellverband bei Cladothrix dichotoma. Auch hier findet nur eine Teilung nach einer Richtung des Raumes statt, und die Fäden dieser hochentwickelten Bakterienart bilden anfangs nur unverzweigte, einreihige Zellfäden. Die Scheide scheint aber hier während der Zeit lebhaften Wachstums ziemlich fest mit den Zellen verbunden zu sein und das Fortgleiten derselben bei weiteren Teilungen in ihrem Innern zu hindern. Die dabei entstehenden Spannungen im Faden werden dann dadurch ausgeglichen, daß die Scheide an einer Stelle von einer Zelle durchbrochen wird, und diese, oft auch noch eine oder mehrere der darunterliegenden Zellen drängen sich aus der Oeffnung hervor, so eine falsche Verzweigung herbeiführend. Bei einer anderen Art derselben Gattung, die gewöhnlich als Sphaerotilus natans bezeichnet wird, sind die Scheiden weniger eng und nicht so mit Zellfaden verwachsen wie bei Cladothrix dichotoma, dafür scheinen sie aber dem Durchbrechen der Zellen größeren Widerstand entgegenzusetzen. Denn hier findet man sehr häufig mehrere Zellreihen von einer gemeinschaftlichen Scheide eingeschlossen, was dadurch geschieht, daß in dem von der Scheide eingeschlossenen Zellfaden zwar ebenfalls Spannungen durch das interkalare Wachstum entstehen, aber diese Spannungen bei der Weite und Festigkeit der Scheide nicht zu einem Durchbrechen derselben zu führen brauchen. Wenn auch der Faden selbst an der Stelle der stärksten Spannung bricht, so können die so getrennten Fadenstücke doch nebeneinander vorbeiwachsen. Freilich kommt es dann auch ebenso häufig zur Astbildung, und zwar brechen dann sehr oft gleich mehrere Fäden durch die Scheide.

Diese falsche Astbildung ist unter den Bakterien vielleicht nur dieser einen Gattung eigen; ob bei Phragmidiothrix ein ähnlicher Prozeß sich abspielt, ist zunächst nicht ganz sicher; die scheinbare Astbildung bei dieser Gattung könnte auch auf epiphytische Streptothrixarten zurückzuführen sein.

Bei Cladothrix und Sphaerotilus findet also ein unzweifelhaftes interkalares Wachstum statt, was bei den übrigen Scheidenbakterien nicht ohne weiteres anzunehmen ist. Es ist zwar auch bei den übrigen sehr wahrscheinlich, aber bisher noch nicht sicher beobachtet.

Etwas komplizierter ist der Zellverband schon in den Fäden von Crenothrix polyspora. Anfangs geht auch hier die Teilung nach einer Richtung des Raumes vor sich, wie bei einer großen Streptothrix. Sehr bald aber ändert sich das Verhalten. Lange, ehe es zu einer eigentlichen Gonidienbildung kommt, teilen sich die Zellen auch nach den beiden anderen Richtungen des Raumes, und die Scheide umschließt dann einen mehrreihigen Faden, wenigstens nach oben zu, der gewissermaßen, solange die Zellen noch Zusammenhang besitzen, in einen Faden aus flachen Sarcinapaketen besteht. Ganz ähnlich ist es bei Phragmidiothrix multiseptata, nur ist die Zahl der Zellen im Querdurchmesser des Fadens eine viel größere und die Form der zu mehreren in einer Reihe lagernden Sarcinapakete ist eine weit

vollkommnere. Hierzu kommt möglicherweise noch eine eigenartige Astbildung, wenn, wie bereits erwähnt diese Aeste nicht etwa epiphytische Streptothrixarten sind. Es wachsen nämlich vielfach scheinbar durch Keimung von noch eingeschlossenen Gonidien aus dem Zellfaden durch die Scheide einreihige Zellfäden hervor, die ebenfalls und zwar oft von einer sehr deutlichen Scheide umgeben sind. Diese Zellfäden sind aber, soweit ich sie selbst an dem einzigen mir zugänglichen Präparat beobachten konnte, stets einreihig und zeigen an keiner Stelle auch nur die geringste Neigung, sich nach anderen Richtungen des Raumes zu teilen, als der, senkrecht zur Längsachse des Fadens. Freilich sind die Fäden auch noch so kurz, daß dieses Verhalten auf Rechnung ihrer Jugend und geringen Entwickelung gesetzt werden kann. Jedenfalls würde Phragmidiothrix in dieser Hinsicht noch sehr genau zu untersuchen sein.

Die Mannigfaltigkeit der Zellverbandsformen ist demnach bei den Bakterien nicht besonders groß, doch kommen hierzu noch einige äußerliche Eigentümlichkeiten, die wenigstens für einige wenige Arten etwas Mannigfaltigkeit bedingen. Es ist insbesondere die Bildung von Schleim- und Gallerthüllen, die für gewöhnlich manchen Arten ein charakteristisches Aussehen verleiht. Doch ist die Bildung dieser Hüllen so sehr von äußeren Verhältnissen abhängig, daß sie absolut nicht geeignet sind, als feste Gattungs- oder Artcharaktere zu gelten. Man ist nicht einmal immer imstande, diese Bedingungen, unter denen sich die Gallerthüllen bilden, herbeizuführen, und man kann deshalb oft nur angeben, daß bei gewissen Arten unter Umständen solche Gallerthüllen vorkommen. Es ist deshalb auch nicht möglich, sie als Gattungsmerkmale zu verwenden, und Gattungen wie Leuconostoc, Ascococcus, Myconostoc, Hyalococcus, Leucocystis, Cystobacter lassen sich nicht halten.

Allerdings zeigen einige dieser Gattungen einen Bau der Gallerthülle, der ebenso wie bei den Schizophyceen wie dazu geschaffen erscheint, die Gattung zu charakterisieren; kommen dieselben Organismen aber unter andere Lebensbedingungen, so verschwindet oft die Hülle plötzlich, und es scheint eine ganz andere Gattung vorzuliegen. Ein solcher Wechsel findet beispielsweise in sehr auffallendem Maße bei Streptococcus (Leuconostoc) mesenterioides statt, der in zuckerhaltigen Nährlösungen enorme, auf zuckerfreiem Agar gar keine Schleimhüllen bildet. Bei den meisten kapselbildenden pathogenen Bakterien zeigt sich die Kapsel nur im Tierkörper und nicht auf künstlichen Nährböden.

Bei den Bakterien ist also die Kapsel- oder Hüllenbildung trotz der großen Aehnlichkeit mit den entsprechenden Formen der Spaltalgen eine weit weniger konstante und der Art oder Gattung durchaus zukommende Eigenschaft. Wenn man daher zwischen den Zellverbänden der Bakterien und denen der Spaltalgen Vergleiche anstellen will, so darf man nicht übersehen, daß man es bei den beiden Gruppen mit Bildungen von sehr verschiedenem Wert zu thun hat. Nichtsdestoweniger ist ein derartiger Vergleich schon darum von Interesse, weil wir erkennen können, daß die bei den Schizophyceen konstant gewordenen und für ganze Gattungen charakteristischen Zellverbandsformen bei den Bakterien zwar ebenfalls meistens vorkommen, aber gewöhnlich noch sehr inkonstant und keine feststehenden Gattungsmerkmale sind.

Unter den Coccaceen stimmen die Streptokokken in der Anordnung ihrer Zellen mit Anabaena überein, und selbst die Heterocysten dieser Gattung finden sich, wenn auch in sehr unvollkommener Form, in den großen Zellen wieder, die zuweilen in den Ketten mancher Streptococcusarten auftreten, aber ihre Teilungsfähigkeit eingebüßt haben. Die Gattung Micrococcus ist in sehr vieler Hinsicht der Schizophyceen-Gattung Chroococcus ähnlich. In beiden Gattungen giebt es Formen, die bald nach der Teilung sich trennen und regellose Zellhaufen bilden, aber auch solche, die kleine Familien zu 4 Zellen bilden (Micrococcus tetragenus und Chroococcus turgidus). Auch manche Merismopediaarten [1]) stimmen mit einigen Mikrokokken in der Form der Zellverbände überein. Bei Chroococcus soll zwar die Zellteilung nach 3 Richtungen des Raumes vor sich gehen, indessen kommt es nicht zur Bildung von Paketen, sondern nur von Täfelchen, weshalb das Aussehen mehr an Mikrokokken als an Sarcinen erinnert. Die Gattung Sarcina findet in ihrer typischen Paketform eigentlich keinen Vertreter unter den blaugrünen Algen. Wohl findet eine Teilung nach 3 Richtungen des Raumes bei Gomphosphaeria, Microcystis, Polycystis, Gloeocapsa etc. statt, aber der Zellverband dieser Gattungen ist ein völlig anderer.

Die Fadenform der Stäbchenbakterien findet sich bei den Nostocaceen mit cylindrischen Zellen, wie Cylindrospermum etc., vertreten, mit dem Unterschied, daß den ersteren Grenzzellen und Arthrosporen fehlen, die auf das Aussehen des Verbandes nicht ohne Einfluß sind. Auch die Einzelzellen der Bakterien finden ihr Analogon in der Gattung Synechococcus.

Die Scheidenbakterien schließen sich wieder in der Gestalt ihrer Zellverbände eng an die höher organisierten Schizophyceen an. Die Gattung Streptothrix würde mit Lyngbya oder Chamaesiphon übereinstimmen, Cladothrix mit Glaucothrix oder Tolypothrix, zum Teil auch (Sphaerotilus natans) mit Stigonema. Crenothrix und Phragmidiothrix würden allerdings keine näheren Beziehungen zu Gattungen der Spaltalgen zeigen; sie stehen aber auch unter den Bakterien ziemlich isoliert da.

Die Spirillen schließen sich wieder an die Algengattung Spirulina an, und namentlich Spirochaeta steht den kleinsten Formen jener Gattung so nahe, daß nur die Färbung des Zellinhaltes und die deutliche Gliederung der Schrauben in einzelne Zellen eine Unterscheidung gegenüber den ungefärbten und ungegliederten Spirochäten ermöglicht.

Eine Gattung, die auf der Grenze zwischen Spaltpilzen und Spaltalgen steht und ihrem Bau und Wesen nach den letzteren vielleicht trotz ihrer Farblosigkeit besser zuzurechnen ist, ist Beggiatoa. Sie ist von Oscillaria nur durch ihre Farblosigkeit und den Gehalt an Schwefelkörnchen unterschieden.

Diese Aehnlichkeit in der Anordnung der Zellen zu Verbänden, worauf Cohn wiederholt hingewiesen hat (1, p. 186), sowie die Art der Zellteilung, die Gestalt der Zellen und bis zu einem gewissen

1) Ich halte die Algengattung Merismopedia nicht für einheitlich, sie umfaßt vielmehr Arten zweier ganz verschiedener Algenklassen. Es giebt zweifellos rein chlorophyllgrüne Arten und ebenso auch blaugrüne oder spangrüne. Auch die Form und die Anordnung der Zellen ist bei beiden verschieden.

Grade auch der innere Bau, lassen es außer Zweifel, daß die Bakterien trotz einiger auffallender Eigenschaften doch die nächsten Verwandten der Spaltalgen sind und weder zu anderen Pflanzengruppen, noch zu den Protozoen innigere Beziehungen haben.

Zum Schluß sei noch auf eine eigentümliche Form der Zellverbände bei den Bakterien aufmerksam gemacht, die zunächst noch ziemlich rätselhaft erscheint. WINOGRADSKY (3, p. 123) bemerkt nämlich bei der von ihm aus Erde von Campinas gezüchteten Nitrobakterienart zuweilen eine Hautbildung, in welcher die Bakterien in bestimmten Zwischenräumen gelagert waren und in dieser Lage verbunden zu sein schienen. Bei Färbung nach LÖFFLER zeigten sich zwischen den Zellen Fäden ausgespannt, so daß die Haut einem Netze glich, in welchem die Bakterien die Knoten vorstellten. Auch die einzelnen Zellen zeigten solche starre Fäden, die durchaus nicht das Aussehen von Geißeln besaßen. — Eine ähnliche Beobachtung habe ich bei einem unbeweglichen Bacterium gemacht, welches ich, falsch bestimmt, als Bacillus synxanthus erhalten hatte. Vielleicht sind die eigentümlichen Zellverbände von Amoebobacter WINDGRADSKY (4), welche amöboide Bewegungen zeigen, in ähnlicher Weise organisiert. Diese „Pseudogeißeln" sind bei unbeweglichen Bakterien vielleicht als Reste der Schleimhülle der Mutterzelle zu deuten, welche sich beim Eintrocknen auf dem Deckgläschen in Form von Schleimfäden zusammenzieht.

Litteratur.

1) **Cohn**, *Untersuchungen über Bakterien, II, Beiträge zur Biologie Bd. I* 2. *Heft* 1872.
2) **Gruber**, *Die Arten der Gattung Sarcina, Arbeiten aus dem bakteriologischen Institut der technischen Hochschule zu Karlsruhe, Bd. I Heft III* 1895.
3) **Winogradsky**, *Contributions à la morphologie des organismes de la nitrification, Arch. de sciences biologiques. St. Pétersbourg* 1892.
4) — — *Beiträge zur Morphologie und Biologie der Bakterien* 1. *Heft* 1888.

5. Kapitel. Sporen und Gonidien.

§ 1. Geschichtlicher Ueberblick.

Der erste, welcher Sporen beschreibt und abbildet, ist PERTY (53). Er giebt als Gattungsdiagnose für seine neue Gattung Sporonema (p. 181): „Ein kleiner cylindrischer, ungegliederter, hohler Faden schließt an einem Ende (selten an beiden) ein, manchmal auch zwei elliptische Körperchen (wohl Sporen) ein." Auf Taf. XV, Fig. 26 bildet er die einzige Art, Sp. gracile ab, doch läßt die Abbildung erkennen, daß er jedenfalls zu verschiedenen Arten gehörige Stäbchen vor sich gehabt hat. Auffallend ist die grüne Farbe, die er derselben giebt, auch im Text nennt er sie „äußerst schwach grünlich". Es dürfte kaum zu entscheiden sein, ob die von ihm gesehene grüne Färbung wirklich den Bakterien eigen gewesen ist, ob es sich also um Arten gehandelt haben mag wie Bacillus Solmsii u. s. w., oder ob sie auf Lichtbrechungserscheinungen und Unvollkommenheiten seines Instrumentes zurückzuführen ist. Die Sporen liegen jedoch durchaus nicht immer an einem oder an beiden Enden, sondern zuweilen nach

der Abbildung vollkommen in der Mitte. Die Anmerkung DUJARDIN's, welche PERTY zu Sporonema citiert, bezieht sich weit eher auf Beggiatoa, und die weißen Körperchen sind die Schwefelkörner (18, p. 222 Anm.). Die kugelförmigen Körper, die PERTY bei Spirillum Undula (Fig. 28) abbildet und von denen HUEPPE annimmt, daß es möglicherweise Sporen sein könnten, scheinen mir eher andere Organismen zu sein, da sie teils endständige, von dem Spirillum durch eine Scheidewand deutlich getrennte, teils irgend wo dem Rücken aufsitzende, keinerlei genetischen Zusammenhang mit dem Spirillum bekundende Kugeln sind.

Irgend einen Beweis für die Sporennatur der genannten Körperchen erbrachte PERTY nicht; er beobachtete weder die Bildung, noch das Auskeimen derselben. Ueberhaupt scheint er dieser Beobachtung wenig Bedeutung beigelegt zu haben. Dieselbe blieb daher auch in nächster Zeit unbeachtet, und erst PASTEUR fand gelegentlich seiner Untersuchungen über die Krankheit der Seidenraupen 1865 (52) ähnliche Körperchen wieder. Dieselben zeichneten sich durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen gegenüber dem übrigen Zellkörper des Bacteriums aus und besaßen eine weit größere Widerstandsfähigkeit schädlichen Einflüssen gegenüber als die Bakterien selbst. Indessen gelang es PASTEUR ebensowenig wie PERTY, die Sporennatur dieser Körperchen sicherzustellen, was leicht begreiflich ist, wenn man bedenkt, daß PASTEUR, trotz seiner Vielseitigkeit und seiner genialen Entdeckungen auf dem Gebiete der Mikrobiologie, morphologische und entwickelungsgeschichtliche Fragen oft ganz außer acht ließ und da, wo er dieselben nicht gut umgehen konnte, nicht besonders glücklich in deren Lösung war. Daß er übrigens die biologische Eigentümlichkeit der Spore, die größere Resistenz, erkannte, ist charakteristisch für das Wesen seiner Forschungsrichtung überhaupt. Auch darin war er unglücklich, daß er die Sporenbildung als eine Art Parthenogenesis bezeichnete, ein Ausdruck, der bei Organismen ohne jede Spur einer geschlechtlichen Fortpflanzung selbstverständlich nicht in Anwendung kommen darf.

Die Vermutung, daß Bakterien Dauerzustände bilden, wurde von COHN (14) 1872 ausgesprochen und darauf begründet, daß sich in erschöpften Nährflüssigkeiten ein pulverförmiger Niederschlag bildet, welcher zwar lebende, aber im Zustande der Ruhe befindliche und specifisch schwerer als das Wasser gewordene Zellen enthält. Noch freilich (p. 145) läßt er die Frage offen, ob bei den Bakterien Sporen- oder Gonidienbildung stattfindet, und nimmt nur als möglich an, daß gewisse größere Zellen mit stark glänzendem, ölartigem Inhalt solche Dauerzellen seien. Nach seiner Ansicht könnten die „merkwürdig geschwänzten und mit einem Köpfchen versehenen Bakterien", in denen wir unschwer Formen mit entständigen Sporen wiedererkennen, aus solchen Dauerzellen hervorgegangen sein.

Der zweifellose Nachweis der Sporennatur der stark glänzenden Inhaltsgebilde wurde von COHN (15) erst 1876 geliefert. Nach seiner Angabe entwickeln sich die Sporen in der Weise, daß in dem homogenen Inhalt der Zellen stark lichtbrechende Körnchen auftreten, aus deren jedem eine oblonge oder kurz-cylindrische, stark lichtbrechende Spore mit dunklem Kontur entsteht. Die Sporen liegen in den Fäden von Bacillus subtilis in einfachen Reihen geordnet. Die Sporen sind keimfähig, keimen aber nicht in derselben Flüssigkeit, in der sie sich gebildet haben, sondern müssen in frische Nährlösung übertragen werden. COHN konnte den Vorgang der Keimung direkt unter dem

Mikroskop beobachten (p. 265), doch giebt er an, daß die Sporen an einem Ende einen kurzen Keimschlauch trieben, während bekanntlich bei Bacillus subtilis die Keimung durch äquatoriale Zerreißung der Sporenhülle stattfindet. Die starke Lichtbrechung der Spore verschwindet bei der Keimung.

Mit dieser Beobachtung COHN's war eigentlich die Bakterienspore erst entdeckt, denn das wichtigste Kriterium der Sporennatur, welches leider bis in die Gegenwart gegenüber anderen untergeordneten und unzuverlässigen Merkmalen physiologischer Natur zurückgesetzt wird, die Keimung, war vorher noch nicht beobachtet worden.

Fast gleichzeitig mit COHN's Abhandlung erschien KOCH's epochemachende Arbeit über den Milzbrandbacillus (42), in welcher die Bildung und Keimung der Sporen dieser Art in lückenlosem Zusammenhang verfolgt werden. Die Sporen bilden sich nur bei Luftzutritt innerhalb einer gewissen Temperaturgrenze und treten ähnlich wie bei Bacillus subtilis in den zu Fäden ausgewachsenen Zellen auf. In den Zellen erscheint zunächst der Inhalt fein granuliert, dann treten sehr kleine mattglänzende Körperchen auf, welche sich nach einigen weiteren Stunden zu den stark lichtbrechenden eirunden Sporen vergrößern. Die Fäden zerfallen, die Sporen werden frei und sinken herab. Die Sporen selbst erscheinen von eiförmiger Gestalt und in eine „kugelige, glashelle Masse eingebettet, welche wie ein heller, schmaler, die Sporen umgebender Ring aussieht, deren kugelige Form aber beim Rollen der Sporen nach verschiedenen Richtungen leicht zu erkennen ist. Diese Masse verliert zuerst ihre Kugelgestalt, sie verlängert sich in der Richtung der Längsachse der Spore nach der einen Seite hin und wird langgezogen-eiförmig. Die Spore bleibt dabei in dem einen Pol des kleinen walzenförmigen Körpers liegen. Sehr bald wird die glashelle Zelle länger und fadenförmig, und zu gleicher Zeit fängt die Spore an, ihren starken Glanz zu verlieren, sie wird schnell blaß und kleiner, zerfällt wohl auch in mehrere Partieen, bis sie schließlich ganz verschwunden ist." — Aus diesen sonst einfachen Formveränderungen der Spore bei ihrer Keimung geht also zur Genüge hervor, daß sie aus einem stark lichtbrechenden Tröpfchen, vielleicht einem Oel besteht, welches von einer dünnen Protoplasmaschicht eingehüllt ist. Letztere ist die eigentliche entwickelungsfähige Zellsubstanz, während ersteres vielleicht einen bei der Keimung zu verbrauchenden Reservestoff bildet.

Nach KOCH's Auffassung würde also die Spore des Milzbrandbacillus eine hüllenlose, nackte Zelle darstellen, was selbstverständlich für einen Dauerzustand undenkbar wäre. Oder die Zellmembran wird stillschweigend — da ihr Auftreten bei dem sich entwickelnden Stäbchen nirgends erwähnt wird — vorausgesetzt und zugleich angenommen, daß die Sporenmembran durch einfaches Wachstum auch zur Membran der jungen vegetativen Zelle wird.

Eine gewisse Bestätigung der KOCH'schen Entdeckung von Sporen des Milzbrandbacteriums wurde von PASTEUR geliefert, der sich aber gemäß seiner ganzen Forschungsrichtung nur um die Physiologie der Sporen kümmerte und entwickelungsgeschichtliche und morphologische Fragen unerörtert ließ, weshalb die Arbeit auch für die Systematik keine weitere Bedeutung hat.

Eine Arbeit von hervorragender Bedeutung für unsere Kenntnis der Bakteriensporen wurde 1880 von PRAZMOWSKI (59) veröffentlicht,

nachdem er bereits einige Jahre vorher eine kürzere Mitteilung in der Botanischen Zeitung (60) gemacht hatte. Er verfolgte die Bildung und Keimung der Sporen von Bacillus subtilis genau und konnte die Beschreibung COHN's in wesentlichen Punkten ergänzen. Er beschreibt die Spore als länglich-ovoide Körper mit stark lichtbrechendem Inhalt und scharfen dunklen Konturen, welche nach außen von einem hellen Lichthof umgeben sind. Erst nach 1—1 $^1/_2$ Stunden von der Aussaat in frisches Nährmaterial an beginnen die ersten Veränderungen sichtbar zu werden; die starke Lichtbrechung verschwindet, und die Spore nimmt an Volumen zu; auch der helle Lichthof und die dunklen Konturen erscheinen später nicht mehr, nur an den beiden Polen entsteht ein dunkler, halbmondförmiger, nach innen vorspringender Schatten. Nach weiteren 1—2 Stunden beginnt die eigentliche Keimung, die aber schwer zu beobachten ist, weil die Sporen dann in eine „zitternde, fast tanzende Bewegung" geraten, „die nicht bloß molekular sein muß, weil sie zuweilen ziemlich bedeutende Ortsveränderungen veranlaßt. Seitlich erscheint an der Spore eine schwache Ausbauschung, wo das Stäbchen später hervortritt, während die entgegengesetzte Seite eingezogen wird. Die Spore keimt also nach PRAZMOWSKI, indem das Stäbchen am Aequator hervorbricht, während COHN angiebt, daß sie polar keimt. Dem Beginn der Sporenbildung geht ein Auswachsen der Stäbchen zu langen Fäden voraus; die Fäden sind unbeweglich, der vorher glasklare Inhalt trübt sich, es erscheint ein lichtglänzender Tropfen, um welchen sich der übrige Inhalt des Stäbchens sammelt. Dann nimmt dieser Tropfen eine ovoide bis cylindrische Gestalt an, wie sie die später nach Auflösung der Mutterzellmembran frei werdende Spore zeigt. Auch bei B. Ulna geht nach PRAZMOWSKI die Sporenbildung in ähnlicher Weise von statten, nur wird hier nicht immer der gesamte Zellinhalt zum Aufbau der Spore verwendet. Die Keimung konnte PRAZMOWSKI bei B. Ulna nicht beobachten. Ferner beobachtete PRAZMOWSKI bei 2 neuen von ihm als Clostridium butyricum und Cl. polymyxa beschriebenen Arten die Sporenbildung und Keimung. Bei beiden Arten ist der Vorgang der nämliche und dem von B. subtilis gleich, nur tritt das junge Stäbchen durch eine polare Oeffnung der Spore hervor, und bei der Sporenbildung schwellen die Stäbchen keulen- oder spindelförmig an. Auch bei V. Rugula schwillt das eine Ende des Stäbchens an, und die Spore entwickelt sich hier wie bei den Clostridiumarten; die Keimung wurde nicht beobachtet.

Fast gleichzeitig mit PRAZMOWSKI wurde die Sporenbildung des B. subtilis von BREFELD (6) einer eingehenden Untersuchung unterzogen. Er erklärt dabei in souveräner Weise die Beobachtungen COHN's, KOCH's und VAN TIEGHEM's für falsch, begeht aber selbst dabei den Irrtum, die auf Taf. XI im II. Bande der Beiträge zur Biologie abgebildete Keimung von Sporen für B. subtilis zu halten, während sowohl in der Figurenerklärung, als auch im Text dieselbe deutlich als zu Bacillus anthracis gehörig bezeichnet ist. Daß hier die Sporenkeimung ganz anders verläuft und auf der Abbildung bis auf untergeordnetc Details richtig wiedergegeben ist, dürfte BREFELD wohl haben erkennen müssen. Im übrigen ist die Beschreibung der Bildung und Keimung der Sporen von Bacillus subtilis bei BREFELD, der mit vollendeteren optischen Hilfsmitteln arbeiten konnte, mustergiltig, und erst durch seine Arbeit ist dieser Organismus

entwickelungsgeschichtlich von anderen ähnlichen Arten abgegrenzt [1]). Die von BREFELD kritisierte Beschreibung der Sporenkeimung des Bacillus amylobacter VAN TIEGHEM's (64) bezieht sich, wie PRAZMOWSKI bereits richtig angiebt, auf einen ganz anderen Organismus, welchen der letztere Forscher als Clostridium butyricum bezeichnet. VAN TIEGHEM's Angaben stimmen im allgemeinen mit denen PRAZMOWSKI's überein.

KERN (36) fand bei der Untersuchung des Kefirfermentes ein stäbchenförmiges Bacterium, welches sich dadurch auszeichnen soll, daß jede Zelle an den beiden Polen Sporen bildet (daher „Dispora" caucasica). Indessen sind KERN's Anschauungen über die Art und Weise der Sporenbildung („ob durch freie Zellbildung oder durch Zellteilung") etwas verworren, und trotz seiner Versicherung, daß er selbst mit Hartnack Immers. X nicht imstande war, eine Scheidewand zwischen den beiden Sporen eines Stäbchens zu erblicken, müssen wir dennoch eine Täuschung für möglich halten. Bei der Keimung der Sporen will KERN ein Exosporium und ein Endosporium unterscheiden; das letztere stellt die Membran des jungen Keimstäbchens dar, während das Exosporium die zurückbleibende Sporenhaut bildet. Er glaubt, daß beim Durchtreten des Endosporiums kein Zerreißen, sondern vielmehr eine Resorption des Exosporiums stattfindet. Um die Sporen konnte er nie einen lichten Hof erkennen. Die Bildung der Sporen kann nach ihm sowohl in einzelnen Zellen („vegetative Zellen"), als auch in Fäden („Leptothrix-Fäden") vor sich gehen. In den letzteren sind hin und wieder größere Plasmamassen zu finden. „Anfänglich ist kaum eine Andeutung auf Teilung solcher Massen, nämlich kleine Einschnitte in denselben zu bemerken, welche immer größer und größer werden, sich miteinander verbinden, alsdann eine volle Scheidewand darstellen. Selbige teilt die Massen in zwei Hälften, die sich endlich in zwei nebeneinander liegende Sporen ausbilden." Die Sporen sind etwas breiter (1,0 μ) als die vegetativen Stäbchen (0,8 μ), rufen also an den Polen eine geringe Anschwellung hervor. Eine Nachuntersuchung besonders hinsichtlich der Morphologie und Entwickelungsgeschichte wäre bei diesem Organismus sehr wünschenswert.

DE BARY (2) beschreibt eine neue große Bakterienart, Bacillus Megaterium, bei welcher er Bildung und Keimung der Sporen genau beobachtete. Die einzelnen durch wackelnde Bewegung ausgezeichneten Stäbchen bestehen, wie man sich durch Anwendung von Jodtinktur überzeugen kann, aus kurzen Zellen; meist bilden 4—6 solcher Zellen zur Zeit der Sporenbildung ein Stäbchen. Die Querwände werden dann deutlicher, das Protoplasma wird körnig und schließt einen helleren Mittelraum ein. Dicht an dem einen Ende tritt ein rundlicher, stark lichtbrechender Körper auf, welcher rasch an Volumen zunimmt, während die ihn umgebende Protoplasmamasse allmählich verschwindet. In wenigen Stunden wächst er zu der länglich-cylindrischen Spore heran, welche schon lange, ehe sie ihre definitive

1) Uebrigens stellt BREFELD, ebenso wie KOCH, die Begeißelung des Bacillus subtilis falsch dar (l. c. Taf. I, Fig. 3). Entweder hat er die Geißeln nicht deutlich gesehen, oder es giebt thatsächlich zwei Organismen, die gleichen Entwickelungsgang zeigen, aber hinsichtlich der Begeißelung verschieden sind. Das letztere ist jedoch kaum anzunehmen.

Größe erreicht hat, scharfe Umrisse, völlig homogenen Inhalt, starkes Lichtbrechungsvermögen und einen bläulichen Glanz besitzt. Gleichzeitig ist das umgebende Protoplasma immer heller geworden und schließlich ganz verschwunden, die Spore liegt zuletzt, nur noch von einer wasserhellen Substanz umgeben, in der Zellmembran der Mutterzelle, welche zunächst noch erhalten bleibt, später aber ebenfalls verschwindet. Nicht immer wird die begonnene Sporenbildung vollendet, sondern sie schreitet nur bis zu einem gewissen Punkte vor und bleibt dann stehen; die Zellen zerfallen dann und gehen, ohne keimungsfähige Sporen gebildet zu haben, zu Grunde. Die Bewegung der Stäbchen erlischt erst, wenn der Sporenbildungsprozeß vorüber ist. Meist beginnt die Sporenbildung in den Endzellen des Stäbchens; in jeder Zelle wird nur eine Spore gebildet. Bei der Keimung verquellen zunächst die etwa noch vorhandenen Mutterzellmembranen, der dunkle Umriß und die starke Lichtbrechung der Sporen verschwinden, und diese selbst nimmt allmählich so weit zu, bis sie die normale Stäbchenbreite erreicht hat. Dann hebt sich oft plötzlich eine „quer oder schräg zweiklappig aufgerissene zarte Membran" ab, und das junge Stäbchen tritt hervor. Zuweilen reißt die Membran vollständig am Aequator durch, und die beiden Hälften sitzen eine zeitlang als Kappen auf den Enden des Keimstäbchens, bis sie schließlich abgestreift werden oder verquellen.

Cheshire und Cheyne (13) beschreiben die Bildung und Keimung der Sporen von Bacillus alvei; sie fügen ihrer Abhandlung Abbildungen bei, die jedoch etwas schematisch gehalten zu sein scheinen. Die Sporen bilden sich in starken Anschwellungen der Stäbchen, die meist in der Mitte entstehen. Die Mutterzellenmembran verschwindet wenige Stunden nach der Bildung der Sporen vollständig. Die Keimung der Sporen geht in der Weise vor sich, daß das junge Stäbchen durch eine polare Oeffnung der Sporenmembran dringt. Das Stäbchen ist wesentlich schmaler als die Spore, was jedoch nach den Angaben von A. Koch (41) und meinen eigenen Beobachtungen nicht immer der Fall ist, da die Anschwellungen und mithin die Sporen, welche nach den Abbildungen der Verfasser die Anschwellungen ganz ausfüllen, durchaus nicht in ihrem Durchmesser immer so beträchtlich von dem des vegetativen Stäbchens verschieden sind. Weitere Einzelheiten von Interesse werden übrigens weder bei der Keimung noch bei der Bildung der Sporen gebracht.

Zukal (75) beschreibt ein Bacterium tortuosum, welches Sporen bildet: „Die Sporenbildung selbst erfolgte in der bekannten Weise, indem sich das Protoplasma kontrahierte und irgendwo in der Zelle zu einem glänzenden Bällchen zusammenzog, das sich später mit einem derben Exospor umgab." Diese kurze Beschreibung der Sporenbildung läßt freilich nicht viel erkennen; die Beobachtung scheint auch nur eine gelegentliche zu sein, denn sonst hätte dem Verf. die eigenartige Kontraktion des Protoplasmas zu einem glänzenden Bällchen doch als eine bei den Bakterien ungewöhnliche Art der Sporenbildung auffallen müssen. Eine Beobachtung der Sporenkeimung wurde nicht gemacht.

Auch die Sporenbildung, welche Zopf (71) bei Bacillus tumescens beschreibt, ist etwas abweichend von dem Vorgange, wie er bei den bis dahin bekannten sporenbildenden Bakterienarten beobachtet worden war. Der homogene Inhalt der Stäbchen wird körnig, die Körn-

chen werden durch Zusammenfließen größer und vereinigen sich schließlich zu einem einzigen stark lichtbrechenden, welches die Spore darstellt.

NEELSEN (50) hat bei dem Organismus der blauen Milch die Bildung und Keimung der Sporen beschrieben, indessen sind die Resultate teilweise so eigentümlicher Natur, daß man sich der Vermutung nicht erwehren kann, es habe sich bei diesen Sporen, zum Teil wenigstens, um Täuschungen gehandelt, welche durch Polkörner und Vakuolenbildungen hervorgerufen sein könnten. Obgleich HUEPPE (33) die Sporenbildung bei diesem Organismus ähnlich beschreibt, ist eine solche Täuschung nicht unmöglich, da sie später wiederholt bei viel eingehender untersuchten Organismen, wie Typhusbacillus, Tuberkelbacillus etc., mit untergelaufen ist. Die Keimung wurde von beiden Forschern nicht direkt beobachtet. Nach der Methode NEELSEN's zu urteilen, lagen übrigens diesem Forscher auch Bakteriengemenge und keine Reinkulturen vor.

Eine neue sporenbildende Art wird von POMMER (58) beschrieben. Er weist darauf hin, daß die Sporenbildung seines Bacillus brassicae nur bei Luftzutritt stattfindet; nur ganz ausnahmsweise tritt auch in den tieferen Schichten von Agar noch Sporenbildung auf. Wenn sich die Fäden zur Sporenbildung anschicken, so treten anfangs vereinzelt, später häufiger „matt- bis dunkelgraue Kügelchen" auf, welche sich nicht färben lassen. Dieselben wachsen heran, werden stärker lichtbrechend und stellen schließlich ovale, glänzende Sporen von 0,9 μ Breite und 1,2 — 1,5 μ Länge dar. Im Brütofen bilden sich die Sporen schon nach 16—24 Stunden, bei Zimmertemperatur in etwa der doppelten Zeit. Es bilden sich in den kürzeren Gliedern stets nur eine, in den längeren zuweilen auch zwei Sporen aus. Die Sporen liegen meist endständig, zuweilen aber auch nicht unbeträchtlich vom Ende entfernt. Bei sehr langen Gliedern tritt zuweilen eine Schattenlinie auf, die als Querwand gedeutet wird und auf welcher auch das scheinbare Vorkommen zweier Sporen in einer Zelle beruhen mag, da die Querwand zwischen den Sporen nicht immer sichtbar zu sein braucht. Die Keimung verläuft in der gewöhnlichen Weise; die Sporenmembran scheint nicht immer an derselben Stelle durchbrochen zu werden, sondern manchmal am Pol, manchmal am Aequator oder auch an anderen dazwischen liegenden Punkten.

Im Anschluß an diese Arbeit mögen die Resultate erwähnt werden, die A. KOCH bei seinen interessanten Untersuchungen über endospore Bakterien (41) erhalten hat. Dieselben beziehen sich auf Bacillus carotarum, Bacillus tumescens ZOPF, Bacillus Ventriculus, Bacillus inflatus, außerdem auch noch in einzelnen Angaben auf B. Megaterium, B. alvei, B. brassicae. Bei Bacillus carotarum verquillt die Sporenmembran in der Regel bei der Keimung so stark, daß sich die Spore einfach zu dem Stäbchen zu verlängern scheint. Indessen kommen auch Fälle vor, wo die Verquellung eine wesentlich geringere ist und sich nachweisen läßt, daß die Membran überall gleich stark ist; das junge Stäbchen tritt dann durch ein nahe dem Aequator gelegenes Loch aus. Bei der Sporenbildung tritt zunächst ein nicht scharf umschriebener, aber stärker als das umgebende Protoplasma lichtbrechender Fleck in der Zelle auf. „Derselbe nimmt dann weiterhin den Glanz und die scharfen Konturen der von anderen Bakterienformen beschriebenen Sporen an, um dann erst noch ziemlich be-

trächtlich sein Volumen zu vergrößern." Eine Bildung von Tröpfchen oder Körnchen tritt bei B. carotarum niemals ein. Bei Bacillus tumescens ist die Sporenmembran an keimenden Stäbchen stets deutlich als überall gleich dicke, derbe Hülle zu sehen; das Keimstäbchen verläßt die Membran durch eine äquatorial gelegenes Loch. Die Sporenbildung wird durch ein Körnigwerden des Protoplasmas eingeleitet und geht wie bei B. Megaterium von statten. Bei Bacillus inflatus findet die Keimung ebenfalls durch ein äquatorial gelegenes Loch statt, aber die Stäbchen keimen überhaupt unregelmäßig und schlecht. Die Sporenmembran ist überall gleich dick. Bei der Sporenbildung schwellen die Stäbchen, welche meist einzeln bleiben und seltener Fäden bilden, in der Mitte mehr oder weniger an, oft so bedeutend, daß die Zellen fast $^2/_3$ so breit als lang sind, zuweilen aber auch nur unmerklich, schwach spindelförmig. Im übrigen ist die Sporenbildung nicht wesentlich von der anderer Bakterien verschieden, nur kommt es ausnahmsweise auch zur Bildung von zwei Sporen in einer Zelle, welche of nebeneinander in schräger Lage in der Zelle liegen. Auch bei B. Ventriculus keimt die Spore, indem das Stäbchen durch ein äquatorial gelegenes Loch hervorbricht. Die Sporenbildung verläuft ganz ähnlich wie bei B. inflatus, auch das Auftreten von 2 Sporen in einer Zelle ist bei B. Ventriculus beobachtet. Bei beiden Arten erscheint um die Spore ein hellerer Hof, welcher sich scharf gegen das schwach granulierte Plasma der Mutterzelle absetzt. Für Bacillus alvei wird nachgewiesen, daß die Anschwellung der Stäbchen bei der Sporenbildung eine sehr wechselnde sei.

Peters beschreibt zwei sporenbildende Bacillenarten (54), die er jedoch nicht mit Namen, sondern nur mit den Buchstaben D und E bezeichnet. Die Sporenbildung des Bacillus D wurde nicht genauer beobachtet. Die Sporen liegen in der Mitte der Mutterzellen, sie sind auffallend lang und schmal. Die stark lichtbrechende Subtanz liegt an den Polen der Spore, während in der Mitte ein schwächer lichtbrechender Streifen sich befindet, so daß die Spore bei oberflächlicher Betrachtung in der Mitte eingeschnürt erscheint. Die Keimung erfolgt durch einen äquatorialen Riß der Sporenmembran ohne weitere besondere Eigentümlichkeiten. Dagegen treten bei Bacillus E ganz andere Erscheinungen, sowohl bei der Sporenbildung als bei der Sporenkeimung, ein. Die Keimung erfolgt in der Weise, daß die Sporenmembran zunächst in eine äußere dicke und eine innere dünne sich trennt; „erstere ist an besagtem Ende (wo sich eine Papille hervorwölbt) aufgerissen, während die letztere sich in Gestalt jener Papille vorgewölbt hat. Diese nimmt nun rasch an Größe zu und erhält die Gestalt eines kurzen Cylinders mit abgerundetem Ende. Zugleich wird am entgegengesetzten Ende die Trennung der äußeren Membran von der inneren sichtbar, und es liegt nun ein kurzes Stäbchen frei in der alten Sporenmembran; nur wo diese aufgerissen ist, liegt sie demselben fest an." Auch die Bildung der Spore ist eigenartig und abweichend von der bisher bei den Bakterien bekannten. In den langen Fäden, in denen bis dahin ein Gliederung kaum erkennbar war, treten die Scheidewände deutlicher auf; das vorher homogene Plasma wird feinkörnig. „Nun bemerkt man, einem Ende des Stäbchens genähert, eine Plasmabrücke, die sich von dem übrigen Inhalt des Stäbchens, ausgenommen den Körnchen, durch etwas stärkeres Lichtbrechungsvermögen unterscheidet, endlich erscheint

an der Stelle dieser Plasmabrücke, zunächst noch schwach umschrieben, die Spore, und zwar sogleich in der endgiltigen Größe.“ Die Spore erscheint also nicht zuerst als kleines, stark lichtbrechendes Körnchen, welches erst allmählich zur definitiven Größe heranwächst, sondern gleich von Anfang an so groß wie die spätere fertige Spore. Nur an Glanz, d. h. also an Lichtbrechungsvermögen, nimmt sie zu. Merkwürdig ist auch das Auftreten von Körnchen in dem der Spore entgegengesetzten Ende der Zelle, welche ebenfalls gleichzeitig mit der Spore an Glanz zunehmen. Oft wird nur ein solches Körnchen gebildet, welches der eigentlichen Spore an Größe wenig nachgiebt, stets aber kugelrund erscheint und nicht keimungsfähig ist.

Eine ganz ähnliche Beobachtung an einigen aus Sumpfwasser stammenden Bacillen machte L. Klein (39). Die Sporenbildung bei den fünf beschriebenen Arten, Bacillus de Baryanus, B. Solmsii, B. Peroniella, B. macrosporus und B. limosus, die sich sämtlich durch die grünliche Färbung der Sporen auszeichnen, verläuft ziemlich gleichartig. Die Stäbchen schwellen an den Stellen, wo sich die endständige Spore später bildet, leicht an, und das Plasma in dieser Anschwellung erhält einen leicht grünlichen Ton. „Darauf kontrahiert sich der gesamte Inhalt der angeschwollenen Stelle, sich von der Zellwand loslösend und immer mehr an Lichtbrechungsvermögen zunehmend, mehr und mehr bis zur definitiven Gestalt der bohnenförmigen Endospore, die aber erst später ihren starken Glanz und den ausgesprochen bläulich-grünen Farbenton erhält.“ Interessant ist bei diesen Arten ganz besonders die Thatsache, daß die unausgebildete Spore größer ist als die reife Spore, was bei den bis dahin beobachteten sporenbildenden Bakterienarten nicht der Fall war. Die Erscheinung ist also eine ganz ähnliche, nur noch stärker hervortretende, wie bei dem Bacillus E von Peters, bei welchem die Spore von Anfang an in der gleichen Größe erscheint. Die Sporenkeimung wurde bei den 5 Sumpfwasserbakterien leider nicht beobachtet.

In einer weiteren Arbeit beschreibt Klein (40) die Entwickelungsgeschichte von zwei „falschen Heupilzen“, Bacillus leptosporus und B. sessilis. Bacillus leptosporus besitzt 1,5 μ lange und 0,6 μ breite Sporen, welche von einem breiten, matt silberglänzenden Gallerthof umgeben sind. Bei dieser Art kommt es nicht zur Abhebung einer leeren Sporenhaut; entweder vergrößert sich diese direkt zu der Membran des jungen Stäbchens oder sie zerfließt während des Keimungsprozesses, so daß sie gar nicht zur Beobachtung gelangt. Das Stäbchen keimt in der Längsrichtung der Spore. Bei der Sporenbildung treten zuerst im Plasma sehr feine Körnchen auf, welche teilweise etwas größer werden; später vermindert sich die Zahl der Körnchen, während gleichzeitig ein größerer runder Körper als Anfang der Spore erscheint. „Die Sporeninitialen wuchsen sodann in kurzer Zeit unter Aufnahme des gesamten Inhaltes der Zellen zu den stark lichtbrechenden, stumpf-rechteckigen Endosporen heran.“ Bei B. sessilis keimt die Spore ebenfalls polar, aber die derbe Sporenhaut bleibt an den Keimstäbchen hängen und wird auch im späteren Verlauf der Entwickelung nicht abgestreift, sondern scheint sehr spät durch Verquellen zu verschwinden. Auch bei diesem Organismus wird das Plasma vor der Sporenbildung feinkörnig; neben der Spore bildete sich in fast allen Zellen ein „an eine junge Sporeninitiale erinnerndes Körnchen“ aus. Die Sporenbildung selbst nimmt ihren Ausgang von

einem kleinen Körnchen, welches unter stetiger Zunahme des Lichtbrechungsvermögens zur definitiven Größe der Spore heranwächst.

Wahrlich (68) beschreibt die Entwickelungsgeschichte eines dem Milzbrandbacterium sehr ähnlichen Organismus, des Bacillus pseudanthracis. Die Sporenkeimung geht ganz ähnlich von statten, wie bei B. anthracis; zuerst schwillt die Spore unter gleichzeitiger Abnahme des Lichtbrechungsvermögens an, dann dringt das junge Stäbchen durch eine polare Oeffnung der Sporenmembran, welche später abgeworfen wird. Ebenso ist die Sporenbildung derjenigen des B. anthracis sehr ähnlich. Der Zellinhalt wird körnig, es erscheint an dem einen Ende oder in der Mitte ein rundliches oder etwas längliches Körnchen als Sporenanlage, welches bald heranwächst und stärker lichtbrechend wird. Die fertige Spore zeigt einen deutlichen Hof.

Ganz eigentümliche Verhältnisse fand Frenzel (27) bei „grünen Kaulquappenbacillen" aus dem Darminhalt von Anurenlarven in Argentinien. In dem Centralkörper dieser Bakterien bildet sich zunächst ein „Sporenkern", in welchem sich ebenso wie im Centralkörper ein Netzwerk sichtbar machen läßt. Derselbe ist so scharf umschrieben, daß er schon in sehr jugendlichem Zustande eine Membran zu besitzen scheint. Mitunter werden in einem Centralkörper auch zwei Sporenkerne angelegt, vielleicht gehen sie auch aus Teilung eines einzigen hervor, und es wird überhaupt nur ein einziger Sporenkern angelegt. Die Teilung des Sporenkernes kommt in der Weise zustande, daß ohne Mitose eine hantelförmige Abschnürung entsteht; nach der Teilung rücken die Sporenkerne auseinander. Jeder Sporenkern liegt anfangs frei im Protoplasma, später entsteht um ihn ein heller, „wie von einer homogenen Flüssigkeit erfüllter Raum", der „Sporenhof", welcher sich mit dem Sporenkern teilt und im gleichen Maße mit diesem wächst; er fehlt, wenn ein eigentümliches fadenartiges Gebilde in der Zelle vorhanden ist. Außer diesem Sporenhof kommt zuweilen noch eine Kapsel oder Cyste um die Sporen vor. Das fadenartige Gebilde, welches sich in diesen Zellen zuweilen findet und wie ein ein Strich oder Faden aussieht, beginnt stets an dem der Spore entgegengesetzten Pol und zieht bis ungefähr an die Spore, liegt, wo ein Centralkörper vorhanden ist, in diesem und tritt meist in den kleineren und verkrüppelten Zellen auf. Seiner Natur nach ist dieses Gebilde vollständig rätselhaft. Aus dem Sporenkerne entwickelt sich nun unter Volumzunahme und Zunahme des Lichtbrechungsvermögens die Spore. Gleichzeitig verschwindet aus dem Plasma und dem Centralkörper die grüne Farbe und sammelt sich in der Spore an; auch der gesamte übrige Zellinhalt verschwindet zuletzt, so daß die Spore nur von der knitterigen Membran umgeben ist. Die Keimung der Sporen wurde nicht beobachtet.

Zwei Arbeiten sind noch zu erwähnen, welche nebenbei die Entwickelungsgeschichte von Bakterien mit Endosporenbildung behandeln. Vignal hat über Bacillus mesentericus vulgatus eine umfangreiche Abhandlung (67) geschrieben. Die Sporen bilden sich bei dieser Art ähnlich wie bei Bacillus Megaterium. Die Sporenkeimung soll sehr schwer zu beobachten sein, und es gelang dem Autor nur mit Hilfe von gefärbten Präparaten, einiges darüber festzustellen. Danach scheint es ihm, daß die Sporen polar keimen. Marshall Ward (69) untersuchte diese Verhältnisse bei Bacillus ramosus in eingehender Weise, ohne jedoch besonders neue Erscheinungen bei dieser Art zu finden.

Die Sporen keimen polar, oft sogar bipolar, die Sporenmembran bleibt lange an den Keimstäbchen erhalten. Die Sporenbildung wird auch hier zunächst eingeleitet durch das Erscheinen von stärker lichtbrechenden Pünktchen, dann tritt in der Mitte der Zelle ein ovaler Körper auf, aus dem sich unter Zunahme des Lichtbrechungsvermögens die Spore entwickelt. Der Vorgang ist also in seinen Hauptzügen nicht wesentlich verschieden von der Sporenbildung bei anderen Bakterien.

Dies sind die wichtigsten Beobachtungen, die bisher über die Sporenbildung und Sporenkeimung bei Bakterien gemacht worden sind. Die Zahl der gelegentlichen Beobachtungen von Sporenbildungen ist sehr groß; da aber bei diesen eine genaue Beschreibung des Vorganges gewöhnlich fehlt, so haben sie auch nur eine geringe Bedeutung und tragen zum Verständnis dieser Vorgänge so gut wie gar nichts bei. Außerdem besteht auch vielfach ein recht begründeter Verdacht, daß es sich um ganz andere Dinge als Sporen gehandelt habe, da eine Beobachtung der Keimung fast ausnahmslos nicht erwähnt wird. Teilweise finden diese Beobachtungen noch in den folgenden Kapiteln eine kurze Behandlung, teilweise können sie jedoch völlig übergangen werden. Einige wichtige Arbeiten, bei denen aber der Schwerpunkt weniger auf der Beobachtung der Entwickelungsgeschichte liegt, sondern mehr auf der Beschaffenheit der Spore und ihrem Verhältnis zu dem übrigen Zellinhalt, müssen im folgenden eingehender berücksichtigt werden. Dasselbe gilt auch von einer Arbeit Burchard's [1]), die zwar hauptsächlich entwickelungsgeschichtlicher Natur ist, aber so verschiedenartige Verhältnisse behandelt, daß sie ohnehin wiederholt später citiert werden muß.

§ 2. Endosporen und Arthrosporen.

Als sich mit der fortschreitenden Entwickelung der Bakteriologie das Bedürfnis immer fühlbarer machte, auch die Einteilung dieser Organismen weiter auszuführen zu einer leichteren Abgrenzung der einzelnen Gruppen und Gattungen, suchte man möglichst dieselben Prinzipien, die für die Systematik ganz allgemein gelten, auch bei den Bakterien zur Geltung zu bringen. Der Fortpflanzungsprozeß mit seinen mannigfaltig entwickelten Organen und seinem so unendlich verschiedenen Verlauf würde natürlich auch bei den Bakterien die beste Basis für eine systematische Gruppierung geben, wenn sich dem nicht Schwierigkeiten eigener Art entgegenstellen würden.

Wenn man zunächst die Chlamydobakterien außer acht läßt, so kommt bei den Bakterien nur die Endosporenbildung als Bildung von Dauerzellen in Frage. Und diese Endosporenbildung kommt nach unserem jetzigen Wissen nur dem bei weitem kleineren Teil der Arten zu. Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß bei einem Teil der Bakterien, welche wir jetzt als nicht endosporenbildend kennen, noch nachträglich eine Endosporenbildung bekannt wird. Dies ist um so

---

1) Burchard, Beiträge zur Morphologie und Entwickelungsgeschichte der Bakterien. — Die Arbeit, welche demnächst in den Arbeiten aus dem bakt. Inst. d. techn. Hochsch. zu Karlsruhe erscheinen wird, umfaßt die Entwickelungsgeschichte von 20 endosporen Bakterienarten, welche teilweise sehr charakteristische Eigenschaften bei der Sporenbildung und Sporenkeimung besitzen.

wahrscheinlicher, als uns die Bedingungen der Sporenbildung noch in sehr vieler Hinsicht unbekannt sind. Man hätte also, wenn man die Endosporenbildung zur Einteilung hätte benutzen wollen, 2 große Reihen, sporenbildende und nichtsporenbildende, gehabt, welche wieder vollständig parallele Formen umfaßt hätten. Diese Einteilung wurde aber, unter richtiger Würdigung ihrer Mängel, niemals wirklich durchgeführt.

Ganz anders gestalteten sich die Verhältnisse, als man glaubte, bei den Bakterien einen zweiten Modus der Bildung von Dauerzellen gefunden zu haben, die den Sporen der Spaltalgen ähnlich nicht in der Zelle, sondern durch Umwandlung der Zelle selbst entstehen sollten. Zuerst hatte VAN TIEGHEM (66, I. Aufl.) eine Scheidung der Spaltalgen und Bakterien darauf begründen wollen, daß bei den ersteren sich die ganze vegetative Zelle in eine Dauerform umwandele, bei den letzteren dagegen die Dauerform im Innern der vegetativen Zelle entstehe. Er stellte deshalb auch Beggiatoa zu den Spaltalgen, weil sie keine Endosporen bilde, Crenothrix und Cladothrix aber zu den Spaltpilzen, weil die Dauerzellenbildung wenigstens innerhalb der Scheide vor sich gehe. Später, in der 2. Auflage (66) wird auch Beggiatoa wieder den Spaltpilzen überwiesen. VAN TIEGHEM hat also zunächst nicht einen Unterschied zwischen Bakterien mit Endosporenbildung und solchen mit einer den Dauerzellen der Spaltalgen ähnlichen Spore gemacht, sondern im Gegenteil alle Formen, bei welchen eine andere als Endosporenbildung vorkam, den Spaltalgen überwiesen. Aber der Hinweis auf diese Verschiedenheit genügte, um bei der großen Aehnlichkeit beider Pflanzengruppen die Spaltalgensporen auch bei den Bakterien zu suchen.

Dieser Versuch schien auch von einem raschen Erfolg gekrönt zu sein. Einerseits hatte man nämlich schon lange bei den höchstentwickelten Bakterien, Crenothrix, Cladothrix, eigenartige, der Vermehrung dienende Zellen kennen gelernt, die sich nicht als Endosporen deuten ließen und auch in ihrem Verhalten von diesen abwichen, andererseits waren auch bei vielen nichtendosporen Stäbchen- und Kugelbakterien Zustände beobachtet worden, die, ohne eine besondere, von den vegetativen Zellen abweichende Entwickelung zu erfahren, doch andere Eigenschaften als diese zu zeigen schienen und sich zuweilen auch dadurch unterschieden, daß sie sich mehr der Kugelform näherten, während die vegetativen Zellen Stäbchenform besaßen. Für Crenothrix hatte schon COHN (16) die Bildung solcher Zellen beschrieben, ehe die echten Bakteriensporen bekannt waren; er hatte sie Gonidien genannt und sie nach ihrer verschiedenen Größe als Mikro- und Makrogonidien bezeichnet. Aber schon COHN beobachtete, daß die Gonidien keine Dauerformen darstellten, sondern daß sie bald nach ihrer Bildung und nach dem Austreten aus der Scheide keimten.

Die Einteilung der Bakterien in endospore und arthrospore Arten rührt von DE BARY (2) her. Nach ihm sind alle Bakterien, welche nicht Endosporen bilden, arthrospor. Es würden also einmal das große Heer der Coccaceen mit den bekannten wenigen Ausnahmen, der überwiegende Teil der Stäbchen- und Schraubenbakterien, sowie die Scheidenbakterien hierher zu rechnen sein, während zu den endosporen Bakterien nur einige wenige Arten der Coccaceen, ein Teil der Schrauben- und Stäbchenbakterien zu rechnen wäre.

Das System würde wohl allgemeine Verbreitung gefunden und allen wissenschaftlichen und praktischen Ansprüchen genügt haben, wenn nicht zwei Umstände von vornherein gewisse Zweifel an der Natürlichkeit dieser Gruppierung hervorgerufen hätten. Erstens war man gar nicht imstande, eine einheitliche Definition für die Arthrospore zu geben, wenn man sie als eine von den vegetativen Zellen morphologisch und entwickelungsgeschichtlich verschiedene und nicht bloß physiologisch abweichende Bildung betrachten wollte. Denn was man als Arthrospore bezeichnete, war fast bei jedem Organismus etwas anderes. Zweitens aber, und dieser Umstand fiel in praktischer Hinsicht sehr ins Gewicht, war die Bildung von Arthrosporen überhaupt nur bei sehr wenigen Organismen bekannt, von den weitaus meisten kannte man weder Endo- noch Arthrosporenbildung. Sollte man diese letzteren Arten, bloß weil sie keine Endosporen bildeten, den arthrosporen Arten überweisen, wie DE BARY dies gethan? Man hätte dann eine große Gruppe erhalten, deren Glieder in ganz überwiegender Mehrzahl gerade das Merkmal der Gruppe nicht zeigten. Hätte man aber nur die Arten mit Arthrosporen in diese Gruppe zusammengefaßt, so hätte man nur einige wenige, ganz verschiedene Arten darin unterbringen müssen, die gar keine Verwandtschaft zu einander zeigten, sondern ihre nächsten Verwandten in jeder Hinsicht in den anderen Gruppen besaßen.

Auf wie außerordentlich schwachen Füßen die Lehre von den Arthrosporen steht, läßt sich am besten an DE BARY's Definition der Arthrospore (1, p. 506) selbst erläutern. Er sagt: „In dem Species-Entwickelungsgange dieser Gruppe können sich einzelne Glieder einfach aus den Verbänden lostrennen und unter geeigneten Bedingungen die Initialen neuer Verbände werden, haben daher auf den Namen Sporen Anspruch. Im übrigen findet zwischen ihnen und den vegetativen Gliedern ein allgemein charakteristischer Unterschied nicht statt."

Ich möchte nun zunächst die Definierung des Wortes Spore als nicht sehr glücklich bezeichnen. Zellen, welche sich aus einem Faden des endosporen Bacillus subtilis, einer Oscillaria, einer Spirogyra loslösen, auf irgend eine Weise isoliert und die Anfangsglieder eines neuen Zellverbandes werden, wird niemand als Sporen bezeichnen. Ganz besonders möchte ich hier darauf hinweisen, daß dieser Vorgang bei den endosporen Bakterien gerade so vorhanden ist, wie bei den nichtendosporen Arten, es wird also hier von DE BARY ein Gegensatz geschaffen, der gar nicht existiert. Das Wesentliche an der Spore gegenüber den vegetativen Zellen ist der Keimungsprozeß, der sich unter allen Umständen als ein charakteristischer, von der bloß vegetativen Zellteilung verschiedener Vorgang abspielt. Diesen Keimungsprozeß zeigen aber die Arthrosporen nicht.

Ferner erscheint es nicht ganz richtig, von Verbänden zu sprechen, während doch ein großer, vielleicht der größere Teil, sowohl der endosporen wie namentlich der nichtendosporen Arten frei, in einzelnen nach der Teilung sofort sich trennenden Individuen lebt. Welche Zelle trennt sich da aus dem Verbande und wird zur Initiale eines neuen Zellverbandes? Einfach, jede einzelne, solange die vegetative Teilung noch anhält, und die Mutterspore bringt gleich wieder zwei Tochtersporen hervor und so weiter, es ist eine reine Sporenvermehrung, vegetative Zellen giebt es dann überhaupt nicht mehr. Zu

solchen Konsequenzen kommt man aber, wenn man DE BARY's Definition verfolgt.

Schließlich ist es für die Sporennatur der sogenannten Arthrosporen ein schlimmes Zeichen, daß sie sich nicht durch ein allgemein charakteristisches Merkmal von den bloß vegetativen Zellen unterscheiden. Im allgemeinen dürften die Sporen auch morphologisch stets von den vegetativen Zellen zu unterscheiden sein. Auch daß, wie DE BARY im folgenden Absatz sagt, die Bildung der Zellen, welche als Sporen bezeichnet werden können, nach den Arten im Einzelnen sehr ungleich ist, giebt keine Erklärung für die Thatsache ihrer Uebereinstimmung mit den vegetativen Zellen.

Es ließen sich noch mancherlei Einwände gegen DE BARY's Einteilung in endospore und arthrospore Bakterien und deren Begründung erheben, auf die an anderen Stellen noch mehrfach zurückzukommen sein wird. Hier bin ich gezwungen, noch auf eine Anzahl Einzelheiten einzugehen, um darzulegen, daß sich auch durch die für die Arthrosporenbildung mit besonderer Vorliebe herangezogenen Beispiele die Existenz solcher Arthrosporen absolut nicht beweisen läßt, daß die Annahme dieser letzteren vielmehr eine ganz unnötige und überflüssige ist.

Derjenige Organismus, welcher wohl nirgends fehlt, wenn nach einem Beispiel für Arthrosporen gesucht wird, ist Leuconostoc mesenterioides. Verfolgen wir einmal die Darstellung, welche VAN TIEGHEM von dem Prozeß der Sporenbildung auf S. 195 seiner Abhandlung (63) giebt. Er sagt da wörtlich: „Quand, placée dans un liquide épuisé ou impropre à son développement, la plante a cessé de s'accroître et commence à dépérir, en même temps que sa gangue gélatineuse se ramollit peu à peu, on voit sur les chapelets de grains certaines cellules grossir davantage en demeurant sphériques. Dans chacune d'elles il se forme une spore qui la remplit complètement, et dont la paroi, qui se confond d'ailleurs avec celle de la cellule mère, s'épaissit, se cutinise en dehors et prend un contour externe plus vif et plus sombre." Ich glaube, daß dieser Vorgang, so wie er von VAN TIEGHEM beschrieben ist, in keiner Weise eine andere Deutung als die der Endosporenbildung zuläßt. Denn das Charakteristische der Endosporenbildung ist ja gerade dadurch gegeben, daß sich die Spore in der Mutterzelle bildet, während bei den Arthrosporen sich die Zellen selbst in die Dauerform umwandeln sollen. Uebrigens widerspricht sich hier in einem allerdings untergeordneten Punkte VAN TIEGHEM selbst, indem er zuerst angiebt, daß sich in jeder dieser vergrößerten Zellen eine Spore bildet, während er wenige Zeilen später sagt: „On trouve çà et là de ces cellules plus grandes qui, ayant même aspect et même contour que les articles ordinaires, paraissent n'avoir pas formé de spores."

Nicht minder spricht der Vorgang der Keimung der Leuconostocsporen, wie ihn VAN TIEGHEM p. 191 beschreibt, für die echte Endosporennatur derselben. „A la germination la couche externe cutinisée de la membrane se déchire irrégulièrement"; — es ist also ein Vorgang, wie wir ihn bei jeder Keimung einer echten Endospore wiederfinden.

Später erklärt VAN TIEGHEM (66) allerdings wieder, daß es sich bei Leuconostoc nicht um eine Endosporenbildung, sondern um „Cystenbildung" handle, ohne jedoch anzugeben, wie die eigentümlichen

Vorgänge der „Cystenbildung" von der Endosporenbildung abweichen. Er stellt also damit diesen Organismus zu den arthrosporen Bakterien, denn Cysten nennt VAN TIEGHEM das, was DE BARY als Arthrosporen bezeichnet hatte. Es ist nun eigentümlich, daß viele hervorragende Bakteriologen diesem Vorgange gefolgt sind und Leuconostoc einfach nach VAN TIEGHEM's Angaben zu den arthrosporen Bakterien stellen, während die von VAN TIEGHEM selbst beschriebene Art der Bildung und Keimung der Sporen ihn unzweifelhaft zu den endosporen Arten verweist. Ein anderer Forscher hat übrigens meines Wissens diese Sporenbildung bei Leuconostoc noch niemals beobachtet und weder ZOPF noch mir ist dies trotz sehr sorgfältiger Untersuchungen jemals gelungen. LIESENBERG und ZOPF (45) konnten die Bildung von Sporen unter keinerlei veränderten Lebensbedingungen erhalten und erklären die Angaben von VAN TIEGHEM's als auf falschen Beobachtungen beruhend: „... Allerdings hat es bisweilen den Anschein, als ob hier und da eine Zelle dicker und stärker lichtbrechend sei als die übrigen, indessen sobald man das Object durch Verschiebung oder Deckglasdruck vorsichtig in eine nur wenig veränderte Lage bringt, kann man sich mit Sicherheit überzeugen, daß jene Bilder Sporen nur vortäuschen, denn man sieht nunmehr, daß es sich um Zellpaare handelt, die vorher auf dem Kopfe standen." Diese Ansicht über die von VAN TIEGHEM gesehenen Sporen scheint mir daher durchaus nicht so unwahrscheinlich zu sein, aber selbst wenn sie thatsächlich vorhanden sind und sich in der von VAN TIEGHEM angegebenen Weise bilden, so handelt es sich um echte Endosporen und nicht um Arthrosporen.

Ein anderes arthrospores Bacterium, welches ebenfalls sehr gern als Paradeobjekt dient, ist Bacterium Zopfii KURTH. Dieser Organismus bildet keine Endosporen, sondern Fäden, längere und kürzere Stäbchen und sehr kurze kokkenähnliche Zellen, welche von denjenigen Bakteriologen, welche an einem Pleomorphismus der Bakterien festhalten, auch als wirkliche Kokken gedeutet wurden. Da diese kürzesten Zellen nun aber am Ende der Vegetationsperiode auftreten, sich in diesem Zustande nicht weiter teilen und schließlich etwas widerstandsfähiger gegen schädliche Einflüsse erscheinen als die Stäbchen und Fäden, so wurden sie als Arthrosporen betrachtet. Und diejenigen Bakteriologen, die sich den Ansichten von einem weitgehenden Pleomorphismus der Bakterien nicht anschließen mochten, ergriffen mit Freuden den Ausweg, diese rundlichen Zellen nicht als Kokken, sondern als Arthrosporen zu deuten.

Was sind nun diese rundlichen Zellen von Bacterium Zopfii? Jedenfalls sind es weder echte Kokken noch echte Dauerzellen, welche man ein Recht hätte als Arthrosporen zu bezeichnen. Kokken in systematischer Bedeutung sind es schon deshalb nicht, weil aus ihnen wieder Stäbchen hervorgehen und weil sie aus Stäbchen hervorgegangen sind. Dauerzellen sind es aber ebensowenig, denn die größere Widerstandsfähigkeit, die sie gegenüber den gewöhnlichen Stäbchen besitzen, ist eine so geringe, daß sie praktisch für das Leben dieser Art ohne besondere Bedeutung sein muß. Sie erklärt sich übrigens in einer ganz anderen Weise. Es ist eine ganz allgemein im Thier- und Pflanzenreich beobachtete Erscheinung, daß Organe, die in reger Zellteilung und in starkem Wachstum begriffen sind, weit empfind-

licher gegen alle schädlichen äußeren Einflüsse sich zeigen als ältere ausgewachsene. Und diese Erscheinung tritt auch hervor, wenn wir, tiefer steigend in der Entwickelung der Organismen, zu den einzelligen Wesen gelangen. Wo bei ihnen rege Zellteilung und Vermehrung herrscht, ist die Empfindlichkeit am größten; je älter die Zellen werden, desto widerstandsfähiger erweisen sie sich. Und mir scheint, die Ursache für diese Erscheinung ist nicht schwer zu finden. Vergleicht man das zartwandige Meristem mit dem verholzten Gewebe älterer Stengelteile, so erkennt man sofort, daß die älteren Zellen an der stärkeren Membran einen viel besseren Schutz haben. Das Gleiche gilt auch von den Bakterien. Wer sich die Mühe nimmt, einmal zwei ungleich alte Kulturen einer größeren, am besten nicht endosporenbildenden Bakterienart daraufhin genau zu untersuchen, der wird sehr bald die Wahrnehmung machen, daß die Zellwände um so dünner sind, je lebhafter das Wachstum und die Teilung der Zellen vor sich gehen, daß sie aber in gleichem Maße dicker werden, als die vegetative Vermehrung nachläßt. Ruhende Zellen am Ende einer Vegetationsperiode, die sich nicht weiter teilen, weil ihnen die Lebensbedingungen nicht mehr günstig sind, werden deshalb sicher die dicksten Membranen haben und infolgedessen am besten gegen schädliche äußere Einwirkungen geschützt sein.

Auch auf die Frage, warum diese Zellen eine von den normalen Stäbchen abweichende, mehr kokkenartige Gestalt annehmen, läßt sich ohne Schwierigkeit eine befriedigende Antwort geben. Wie wir wissen, stellen die Stäbchen der meisten Bakterien auf der Höhe der Vegetation nicht eine einzige Zelle dar, sondern es sind meist wenigzellige Verbände, oder doch wenigstens Zellen, in denen eine oder mehrere, oft in verschiedenen Stadien befindliche Zellteilungen im Gange sind. Würden diese Zellteilungen in einem solchen Stäbchen plötzlich vollendet und deutlich sichtbar sein, so würden wir einen kurzen Faden erblicken, in welchem die Zellen oft breiter als lang sein würden. Am Schlusse einer Vegetationsperiode werden dann wohl die Zellteilungen vollendet, aber keine neuen mehr eingeleitet, so daß die einzelnen Zellen, welche sich nach vollendeten Teilungen von einander lösen, mehr isodiametrisch erscheinen. Die Abrundung an den Enden, die ja bei den weitaus meisten Bakterien vorkommt, giebt ihnen dann das kokkenartige Aussehen.

Ein weiteres Beispiel für Arthrosporenbildung wird von Zopf (73) bei seinem Bacterium vernicosum gegeben, welches nach den verschiedensten Richtungen von ihm in ausgezeichneter Weise untersucht wurde. Er sagt p. 65: „Nach der Vegetationsperiode, deren längere oder kürzere Dauer von der Güte des Substrates, beziehungsweise von der später oder früher auftretenden Erschöpfung desselben abhängig ist, geht der Spaltpilz in den fruktifizierenden Zustand über. Der Eintritt desselben macht sich zunächst dadurch kenntlich, daß die Zellen ihre Schwärmfähigkeit verlieren, sodann ihre Teilungen einstellen, also in eine Periode der Ruhe eintreten. Besondere äußere Charaktere dieses Zustandes, wie etwa eine Verdickung oder stärkere Vergallertung der Zellenmembran oder eine reichere Speicherung von Plasma, welche sich durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen dokumentieren würde, konnten nicht konstatiert werden. Auch bezüglich der Länge und Dicke stehen diese Ruhezustände den kürzeren Formen

der vegetativen Zellen nicht nach. Ebensowenig findet in diesen Zuständen die Bildung endogener Sporen statt. Wir haben es also hier mit einer Arthrosporen bildenden Bacteriacee, mit einem Vertreter der Gattung Bacterium zu thun.

Für die Richtigkeit der Auffassung der genannten Endstadien der Entwickelung als „Sporen" sprechen namentlich auch zwei physiologische Momente, nämlich ausgesprochen größere Widerstandsfähigkeit gegen höhere Temperaturen und gegen Austrocknung im Vergleich zu den vegetativen Zuständen."

Aus dieser Darstellung geht zunächst hervor, daß die als Arthrosporen gedeuteten Zustände sich morphologisch und entwickelungsgeschichtlich in nichts von den vegetativen Zellen unterscheiden. Wenige Zeilen weiter wird dann noch gesagt: „Das allmähliche Austrocknen der Substrate begünstigt die Arthrosporenformation." Diesen letzteren Umstand möchte ich nun noch ganz besonders für meine Ansicht geltend machen, daß die sogenannte Arthrosporenbildung ein entfernt an die Encystierung anderer Organismen erinnernder Vorgang ist. Aber zugleich will ich hier auf eine Erscheinung aufmerksam machen, die sich mit der Lehre von den Arthrosporen nicht gut in Einklang bringen läßt. Wie bekannt, läßt sich der Milzbrandbacillus durch bestimmte Kulturmethoden in eine asporogene Generation verwandeln, d. h. in einen Zustand bringen, in welchem er zwar die Fähigkeit der vegetativen Vermehrung in ganz ungeschwächter Form bewahrt, aber die Fähigkeit, Sporen zu bilden, dauernd verloren hat. Diese asporogene Generation des Milzbrandbacillus bildet aber am Schluß einer Vegetationsperiode, bei Erschöpfung des Nährsubstrates ebenfalls Zustände, welche wesentlich widerstandsfähiger gegen schädliche äußere Einflüsse sind als die auf der Höhe der Vegetation stehenden Zellen. Sie halten eine Austrocknung an Seidenfäden mindestens dreimal so lange aus als die letzteren und vertragen eine Temperatur, bei welcher diese in 2 Minuten zu Grunde gehen, eine Viertelstunde ohne abzusterben. Wollte man nach diesen Kriterien den Wert einer Zelle als Spore bestimmen, so müßte man dem Milzbrandbacillus in seiner asporogenen Generation die Fähigkeit, Arthrosporen zu bilden, unbedingt zuerkennen.

Wir haben hiernach kein Mittel, die Arthrosporen von vegetativen Zellen zu unterscheiden, denn wie das letztgenannte Beispiel zeigt, lassen uns auch die physiologischen Merkmale im Stich, deren Anwendung übrigens zur Deutung entwickelungsgeschichtlicher und morphologischer Verhältnisse ganz unzulässig ist. Denn wenn wir die Sporennatur nur durch physiologische Merkmale bestimmen wollten, so würden wir uns etwa desselben Fehlers schuldig machen, als wenn wir das Wesen einer chemischen Verbindung nur durch ihre Beständigkeit bei bestimmten Wärmegraden erkennen wollten. Das einzige wirkliche Kriterium der Sporennatur ist die Keimung, als ein von der vegetativen Vermehrung prinzipiell verschiedener Prozeß.

Als die einfachste Form der Arthrosporenbildung ist diejenige zu betrachten, welche bei den Coccaceen vorkommt. Hier sollen aus den vegetativen Zellen ohne jede sichtbare Veränderung direkt beim Erlöschen der vegetativen Vermehrung die Arthrosporen hervorgehen. Warum sollen nun diese Zellen, welche am Ende einer Vegetationsperiode übrig bleiben, und sich in nichts von vegetativen Zellen

unterscheiden, durchaus etwas anderes, durchaus Arthrosporen sein? Es steht selbst nicht einmal fest, ob sie weniger empfindlich gegen schädliche Einflüsse sind als auf der Höhe der Vegetation, was, wie bereits erwähnt, eine sehr natürliche Erklärung finden würde, ohne daß man dabei an die Bildung einer besonderen Art von Zellen zu denken brauchte. Hier ist der Gegensatz zwischen vegetativen Zellen und Arthrosporen ein so künstlicher, daß man auf den ersten Blick das Unfruchtbare dieser Anschauung sofort erkennen muß.

Zum Schluß mag noch auf die Fortpflanzung der Chlamydobacteriaceen hingewiesen werden, da gerade diesen hauptsächlich die Bildung von Arthrosporen zugesprochen wird. Es ist aber der Charakter dieser Fortpflanzungszellen, die wir im folgenden am besten mit Gonidien bezeichnen, ein so völlig verschiedener von demjenigen der Arthrosporen anderer Bakterien, daß beide unmöglich zusammengeworfen werden könnten. Die Arthrosporen sollen eine Art von Dauerzellen sein, die sich am Ende einer Vegetationsperiode bilden und dazu berufen sind, bei Eintritt von Nahrungsmangel oder Ueberfüllung des Nährsubstrates mit schädlichen Stoffwechselprodukten eine Ruheperiode durchzumachen und bei Eintritt günstigerer Verhältnisse wieder zu keimen. Die Gonidien der Chlamydobakterien sind keine Dauerzellen, sie keimen in demselben Nährsubstrat, ohne eine eigentliche Ruheperiode durchzumachen, sie stellen eine Art ungeschlechtliche Fortpflanzung dar, welche von der bloß vegetativen Vermehrung der übrigen Bakterien nicht unwesentlich verschieden ist.

§ 3. Bildung der Sporen.

Die Bildung der Sporen verläuft nicht immer in derselben Weise und ist bei den verschiedenen Arten auch an verschiedene Bedingungen geknüpft. Bei den meisten Arten sind höhere Temperaturen zur Sporenbildung notwendig als zur vegetativen Entwickelung. Bei Bacillus Megaterium kommt es noch unterhalb 12° C zu einem Wachstum und zu etwa alle 3—4 Stunden vor sich gehender Zellteilung; Sporen wurden dagegen bei dieser Temperatur auch in 6 Wochen alten Kulturen nicht gefunden. Bacterium anthracis bildet ebenfalls nur bei höherer Temperatur Sporen, obgleich sich hier die verschiedenen, durch die Kultur erhaltenen Rassen außerordentlich verschieden verhalten und die einen schon bei 16° C, die anderen erst bei 24° C Sporen bilden. Das Wachstum geht aber sicher bei dieser Art, wenn auch langsam, schon bei viel niedereren Temperaturen vor sich. Abgesehen von diesen beiden Arten, kann man aber überhaupt ganz allgemein sagen, daß die Sporenbildung erst bei Temperaturen vor sich geht, die höher sind als die Temperaturminima des Wachstums. Indessen trifft das Wachstumsoptimum, wie es scheint, nicht zusammen mit dem Temperaturoptimum für die Sporenbildung. Gerade beim Milzbrand liegt das Wachstumsoptimum bei Blutwärme, während die Sporenbildung bei dieser Temperatur weit weniger ergiebig ist, sondern am besten bei einer um ca. 6° niedrigeren Temperatur vor sich geht.

Als ein Beispiel, wie verschieden die Sporenbildung bei verschiedenen Rassen ein und desselben Organismus sein kann, möchte ich folgende Ergebnisse von 5 verschiedenen Milzbrandbakterien-Kulturen anführen.

Nach 48 Stunden hatten Sporen gebildet:

	16° C	18° C	20° C	22° C	24° C	28° C	30° C	32° C	36° C
Kultur 1	0	0	0	0	wenig	wenig	reichl.	reichl.	reichl.
„ 2	0	0	0	0	„	reichl.	„	„	„
„ 3	0	0	0	wenig	reichl.	„	„	„	wenig
„ 4	0	0	wenig	„	„	„	„	„	„
„ 5	0	0	„	reichl.	„	„	„	„	„

Nach 72 Stunden hatten Sporen gebildet:

	16° C	18° C	20° C	22° C	24° C	28° C	30° C	32° C	36° C
Kultur 1	0	0	0	wenig	reichl.	reichl.	reichl.	reichl.	reichl.
„ 2	0	0	0	„	„	„	„	„	„
„ 3	0	0	0	„	„	„	„	„	wenig
„ 4	0	0	wenig	„	„	„	„	„	„
„ 5	0	sehr wenig	„	„	„	„	„	„	„

Nach 96 Stunden hatten Sporen gebildet:

	16° C	18° C	20° C	22° C	24° C	28° C	30° C	32° C	36° C
Kultur 1	0	wenig	wenig	wenig	reichl.	reichl.	reichl.	reichl.	reichl.
„ 2	0	„	„	„	„	„	„	„	„
3	0	„	„	„	„	„	„	„	wenig
„ 4	wenig	„	„	reichl.	„	„	„	„	„
„ 5	„	„	ziemlich reichlich	„	„	„	„	„	„

Diese 5 verschiedenen Kulturen waren zu verschiedenen Zeiten im bakteriologischen Institut der technischen Hochschule zu Karlsruhe aus dem Blut milzbrandkranker Tiere isoliert worden, und es hatte sich bei fortgesetzter Züchtung eine große Verschiedenheit dieser Kulturen nach allen Richtungen hin entwickelt. Später bildeten die unter 2 und 4 bezeichneten Arten überhaupt nur ganz vereinzelt noch Sporen, gleichgiltig unter welchen Bedingungen sie gezüchtet wurden. Ueberhaupt zeigen fast alle Milzbrandbakterien nach mehrjähriger ununterbrochener Kultur auf künstlichen Nährböden eine entschieden geringere Neigung zur Sporenbildung, und es ist ein gar nicht seltenes Vorkommnis, daß Milzbrandkulturen, die man im Vertrauen auf ihre Sporenbildung seltener umzüchtet, plötzlich eingehen, eben weil sie aufgehört haben unter gewöhnlichen Verhältnissen Sporen zu bilden. Läßt man solche Rassen von neuem den Tierkörper passieren, so kommt es häufig wieder zu einer normalen Sporenbildung, zuweilen scheint aber diese Fähigkeit selbst bei voller Virulenz dauernd verloren gegangen zu sein.

Aehnlich wie die Milzbrandbakterien verhalten sich in Kulturen sehr viele auch nichtpathogene Arten. Die üppige Sporenbildung, wie sie die direkt aus Heu gezüchteten Heubacillen auf der Oberfläche des Heuinfuses zeigen, wird man vergeblich in Kulturen suchen, die schon jahrelang auf Agar gezüchtet worden sind. Auch Bacillus Megaterium verhält sich ganz ähnlich. Bei diesen Arten kann man allerdings die Sporenbildung bis zu einem gewissen Grade regenerieren, wenn man sie einige Zeit in flüssigen Nährböden züchtet, wie überhaupt Abwechselung in der Ernährung stets günstige Folgen für die Konstanz der Eigenschaften in biologischer Hinsicht hat.

Bei einer großen Anzahl von Bakterien macht sich zur Zeit der Sporenbildung ein gesteigertes Sauerstoffbedürfnis geltend. Auch hier zeigt das Milzbrandbacterium wieder besonders deutlich diese

Eigenschaft. Bei mangelndem Luftzutritt bildet es bekanntlich keine Sporen; deshalb findet man in den tief vergrabenen Kadavern von an Milzbrand verendeten Tieren niemals Sporen, weil die nötige Sauerstoffmenge fehlte. Aehnliches kann man in den künstlichen Kulturen beobachten. Je reichlicher die Sauerstoffzufuhr unter sonst gleichen Verhältnissen ist, desto rascher und üppiger geht die Sporenbildung von statten. Auch der Bacillus subtilis braucht zur Sporenbildung größere Mengen Sauerstoff. Die Stäbchen, welche anfangs alle Schichten einer Flüssigkeit gleichmäßig durchschwimmen, steigen, wenn es zur Sporenbildung kommt, nach oben und bilden ein Häutchen an der Oberfläche, wo sie direkt den Sauerstoff der atmosphärischen Luft aufnehmen können. Hier allein bilden sich die Sporen, während die tiefer im Innern der Flüssigkeit sich aufhaltenden Zellen niemals Sporen bilden. Daß es aber thatsächlich ein höheres Sauerstoffbedürfnis ist, welches zur Zeit der Sporenbildung eintritt, ist daraus zu entnehmen, daß die Sporenbildung auch dann nur an der Oberfläche der Flüssigkeit vor sich geht, wenn derselben durch einen Aspirator geringe Mengen Luft zugeführt werden, so daß die Flüssigkeit selbst nie ganz arm an Sauerstoff wird. Zuweilen kommt es dann noch zur Sporenbildung in der unmittelbaren Nähe des Zuleitungsrohres, dessen Wände nicht selten mit sporenhaltigen Fäden umgeben sind.

Die obligat anaëroben Bakterien bilden freilich auch bei absolutem Mangel an atmosphärischer Luft Sporen; indessen ist es nicht unwahrscheinlich, daß auch hier eine — freilich minimale — Menge Sauerstoff die Sporenbildung begünstigt. Ob überhaupt der Sauerstoff in den anaëroben Kulturen vollständig fehlt, ist wohl sehr zweifelhaft, es ist nur eine äußerst geringe Sauerstoffspannung, die den Anaëroben besonders zusagt, und eine etwas höhere Sauerstoffspannung würde dann für die Sporenbildung besonders geeignet sein. Darauf deutet unter anderem die eigentümliche Erscheinung, daß man die Tetanusbacillen in den Wunden fast nur in sporentragendem Zustande beobachtet hat. Außerdem kommt es in Kulturen von Bacillen des malignen Oedems in Bouillon noch sicher zur Sporenbildung, wenn man den luftdichten Verschluß entfernt und durch Watte ersetzt hat, also jedenfalls auch atmosphärische Luft in die Bouillon eindringt; die vegetative Vermehrung hört jedoch dabei sehr bald auf. Auch in dem Falle kommt es noch zur Sporenbildung, wenn sich vor dem Oeffnen noch keine Anzeichen davon wahrnehmen ließen. Ich habe sogar bei dieser doch streng anaëroben Art die Wahrnehmung gemacht, daß sich in der sehr üppig auf schräg erstarrtem Agar unter Wasserstoff gewachsenen, zur Geißelfärbung benutzten Kultur noch Sporenbildung einstellt, nachdem dieselbe schon 48 Stunden dem Luftzutritt ausgesetzt war. Allerdings waren die Sporen nicht zahlreich.

Fakultativ anaërobe Bakterien, unter denen es übrigens nur wenig Sporenbildner giebt, scheinen ihre Sporen auch nur bei Sauerstoffzutritt zu bilden; wenigstens findet man sie nur in denjenigen Schichten, welche der atmosphärischen Luft noch zugänglich sind. Die Bedingungen der Sporenbildung sind aber in dieser Richtung noch außerordentlich wenig erforscht, und eine Untersuchung dieser Verhältnisse dürfte noch viele interessante Thatsachen zu Tage bringen.

Ob das Licht einen besonderen Einfluß auf die Sporenbildung ausübt, ist bis jetzt gänzlich unbekannt.

Die Bildung der Sporen ist aber noch von wesentlich anderen Bedingungen abhängig, die uns nur zum Teil und auch nicht bei allen Arten bekannt sind. Es ist sogar sehr wahrscheinlich, daß es noch viele Arten giebt, die unter den Bedingungen, unter denen wir sie bisher beobachtet haben, keine Sporen bilden, unter anderen Verhältnissen aber sehr wohl solche entwickeln können. Vielleicht übt auch hier der Kampf ums Dasein eine bedeutende Wirkung aus, und es werden Arten, die von anderen mit Ueberwucherung bedroht werden, zur Sporenbildung gezwungen, um die Art zu erhalten und in diesem Zustande bessere Verhältnisse zu erwarten. Da der Bakteriologe aber aus naheliegenden Gründen gegenwärtig fast nur mit Reinkulturen derartige Untersuchungen anstellt, kommen ihm solche Erscheinungen einfach gar nicht zur Beobachtung.

Es ist eine allgemein bekannte Thatsache, daß die Sporenbildung erst nach einer gewissen Zahl vegetativer Teilungen eintritt und gewissermaßen eine Vegetationsperiode abschließt. Die Dauer dieser Vegetationsperiode ist aber außerordentlich verschieden und außer von den bereits angegebenen Verhältnissen von Temperatur, Luftzutritt u. s. w. noch wesentlich von der Erschöpfung des Nährbodens und der Ansammlung schädlicher Stoffwechselprodukte im Nährboden abhängig.

Man kann die Vegetationsdauer unendlich verlängern und die Sporenbildung dauernd verhindern, wenn man die Bakterien von der Sporenbildung auf frisches Nährsubstrat überträgt und diese Uebertragungen rechtzeitig regelmäßig fortführt. Hier tritt eine Sporenbildung trotz günstigster Ernährungs-, Temperatur- und Sauerstoffverhältnisse nicht ein, weil weder der Nährboden erschöpft ist, noch auch sich reichlich Stoffwechselprodukte angehäuft haben. Dies hat Buchner (8) und nach ihm viele andere beim Milzbrandbacillus bewiesen, auch Koch (42) weist bereits darauf hin. Während aber Buchner diese Erscheinung ausschließlich darauf zurückführt, daß der Nährboden noch nicht genügend erschöpft sei, um die Bakterien zur Sporenbildung zu zwingen, ist thatsächlich der geringe Gehalt an den schädlichen Stoffwechselprodukten in diesem Falle die Hauptursache an dem Mangel der Sporenbildung. Stoffwechselprodukte der Bakterien hindern schließlich ganz allgemein die vegetative Entwickelung und rufen bei sporenbildenden Arten die Sporenbildung hervor. Es ist jedoch, im Gegensatz zu der oben ausgesprochenen Vermutung, auch der Fall konstatiert, daß die Sporenbildung durch die Stoffwechselprodukte anderer Bakterien verhindert wird, wenn gleichzeitig die übrigen Bedingungen hierfür ungünstige sind. So konnte Kitasato (38) nachweisen, daß der Milzbrandbacillus im etwa in $^1/_2$—1 m Tiefe vergrabenen Tierkörper nicht zur Sporenbildung kommt, weil er durch die Stoffwechselprodukte der üppig wuchernden Fäulnisbacillen vernichtet wird. Dagegen kommt es zu einer, wenn auch kümmerlichen Sporenbildung unter diesen Verhältnissen, wenn die Milzbrandbakterien in Reinkultur vorhanden sind.

Lehmann (44) und Osborne (51) konnten nachweisen, daß die Ansicht Buchner's, eine Erschöpfung des Substrates an Nährstoffen sei die Ursache der Sporenbildung, nicht zutreffend sei. Sie fanden ganz allgemein, daß die Sporenbildung auf einem erschöpften Nähr-

boden sehr viel schlechter war, als auf einem an Nährstoffen reichen, noch durchaus nicht zur Zeit der Sporenbildung erschöpften. Es tritt auch nicht eine Begünstigung der Sporenbildung durch früher erfolgende Erschöpfung des Nährbodens ein.

Daß der Mangel an Nahrungsstoffen nicht die alleinige Ursache ist, welche die Sporenbildung bei den Bakterien herbeiführt, ist verhältnismäßig leicht nachzuweisen. Setzt man einer Bouillonkultur des Milzbrandbacillus, die kurz vor der Sporenbildung steht, trockenes Pepton und Fleischextrakt zu — also Stoffe, die zur kräftigen Ernährung des Milzbrandbacillus ausreichen — so kommt es doch durchaus nicht zu einer der Zuführung neuer Nährstoffe entsprechenden Vermehrung, sondern, wenn auch einzelne Zellen von neuem sich zu teilen beginnen, so fährt doch die Hauptmasse fort, sich auf die Sporenbildung vorzubereiten. Läge die einzige Ursache in dem Mangel an Nahrungsstoffen, so müßte nach Zufügung jener Körper eine neue lebhafte Vermehrung eintreten und die Sporenbildung unterbleiben. Verdünnt man die Bouillon aber gleichzeitig mit Wasser, so tritt dieser letztere Fall in der That ein, die Sporenbildung unterbleibt zunächst und es beginnt eine neue vegetative Vermehrung. Dieses einfache Experiment deutet darauf hin, daß sich in der Bouillon irgend welche Stoffe in solcher Konzentration angehäuft haben, daß sie die weitere Teilung verhindern und die Bakterien zur Sporenbildung veranlassen, zumal auch oft schon einfach eine Verdünnung mit Wasser ohne Zusatz von Nährstoffen den gleichen Erfolg hat und zu einer weiteren Zellteilung ohne Sporenbildung führen kann.

Die Stoffe, welche sich infolge des Lebensprozesses der Bakterien in den künstlichen Kulturen bilden und schließlich ein Aufhören der vegetativen Vermehrung mit sich bringen, lange ehe der Nährboden erschöpft ist, können jedenfalls sehr verschiedener Natur sein. Bei manchen Arten ist es die Ausscheidung von Säuren, durch welche der Nährboden für sie zum weiteren Wachstum ungeeignet gemacht wird und man kann dann oft den Eintritt der Sporenbildung dadurch verzögern, daß man die Säure in der Kulturflüssigkeit rechtzeitig abstumpft. Bei anderen Arten ist es eine starke Alkalibildung, bei noch anderen mögen giftige Eiweißkörper oder Ptomaïne oder andere, uns vielleicht noch unbekannte chemische Verbindungen den gleichen Effekt erzielen.

Die Fähigkeit, Sporen zu bilden, kann aber aus z. T. noch unbekannten Gründen vollständig oder doch wenigstens auf sehr lange Zeit verloren gehen. In einigen Fällen ist es jedoch geglückt, auf künstliche Weise eine asporogene Rasse von einer sonst sporenbildenden Art zu erhalten. Die ersten Angaben darüber wurden von Chamberland und Roux (12) schon im Jahre 1883 gemacht. Sie fanden, daß ein Zusatz von geringen Mengen Karbolsäure oder Kaliumbichromat zu den Kulturen des Milzbrandbacillus die Sporenbildung verhindere, ohne jedoch bewirken zu können, daß diese Milzbrandbakterien, auf frischen Nährböden übertragen, die Fähigkeit Sporen zu bilden, nicht mehr zeigten. Später fand Lehmann (43) unter alten Kulturen des Milzbrandbacillus im Berliner hygienischen Institut eine zwar virulente, aber nicht mehr sporenbildende Form; auch wiederholte Umzüchtung und Uebertragung auf Tiere bewirkte keine Regenerierung der Fähigkeit, Sporen zu bilden. Es lag also hier eine zweifellos asporogene Form des Milzbrandbacillus vor, doch

konnte nicht ermittelt werden, auf welche Weise die Fähigkeit, Sporen zu bilden, verloren gegangen war. Einen hindernden oder befördernden Einfluß auf die Sporenbildung konnte BEHRING (4) durch Zusatz verschiedener Stoffe zu Bouillon bewirken. Sehr gut ließ sich Sporenbildung erzielen, wenn der Gehalt der Bouillon an Alkalien betrug:

	Natronlauge	0,01 Proz.
	Ammoniak	0,06 „
	Kalkwasser	0,05 „
	Kohlensaures Natron	0,05 „
An Säuren:		
	Salzsäure	0,045 „
	Oxalsäure	0,079 „
	Calciumchlorid	1:200.

Am besten schien die Sporenbildung bei Anwesenheit von Calciumchlorid oder Kalkwasser vor sich zu gehen. Uebrigens brauchte die dazu benutzte Bouillon 0,5 Proz. Natronlauge (norm) zur Neutralisation, welche, wie es scheint, bei den oben angegebenen Zusätzen nicht zugefügt wurde. Bei größerem Gehalt an den genannten Stoffen hörte die Sporenbildung auf, ohne daß das Wachstum beeinträchtigt wurde. Es zeigte sich dann ferner ganz allgemein, daß die Sporenbildung bei Anwesenheit schädlicher Stoffe weit eher unterdrückt wurde als das Wachstum. Salpetersaures Silber hebt das Wachstum bei 1:25000 auf, die Sporenbildung schon bei 1:4000; salzsaures Chinin verhindert die Sporenbildung bei 1:2500, das Wachstum erst bei 1:1250 etc. Die Sporenbildung wird, wie schon LEHMANN fand, durch Verdünnung der Nährsubstrate beschleunigt, durch starke Konzentration verlangsamt. Auch BUCHNER hatte ähnliche Verhältnisse beobachtet (8). In seiner zweiten Arbeit (5) geht BEHRING nun weiter und untersucht die Entstehung der asporagenen Milzbrandformen, über deren thatsächliche Existenz nach der Arbeit von LEHMANN kein Zweifel mehr bestehen konnte. Es gelang ihm, von zwei Milzbrandkulturen, von denen die eine vollvirulent, die andere abgeschwächt war, dadurch dauernd asporogene Formen zu erzielen, daß er sie 2 bis 3 Monate in Gelatine züchtete, die nach dem oben Angegebenen durch irgend einen Zusatz für die Sporenbildung ungeeignet gemacht war. Der eine Milzbrand stammte aus einer Gelatine mit 1 Proz. Normalsalzsäure, der andere aus einer mit Rosolsäure vermischten Gelatine. Bei dem virulenten Milzbrand kam es, auf Agar übertragen, in der zweiten und dritten Kultur noch zur Bildung von glänzenden sporenartigen Körnern, nachdem derselbe aber mehr als 10mal den Tierkörper passiert hatte, konnte Sporenbildung auch durch keines der befördernden Mittel mehr erzielt werden. Charakteristisch ist, daß diese beiden asporogenen Formen im Brütschrank sehr schnell degenerieren; „schon nach 4—6 Tagen findet man fast nur noch Involutionsformen auf schrägen Agarflächen. Dieselben behalten aber ihre Lebens-, bezw. Fortpflanzungsfähigkeit noch mehrere Wochen; in frische Nährböden gebracht, wachsen sie schnell wieder aus, aber auf Mäuse verimpft, töten sie dieselben nicht so schnell wie frische Kulturen.“ Es findet also wohl eine Abnahme, aber keine Aufhebung der Virulenz statt.

ROUX (61) giebt später eine sehr einfache und, wie ich mich überzeugen konnte, ziemlich zuverlässige Methode an, um die asporogene Form des Milzbrandbacillus zu erhalten. Man setzt zu einer schwach alkalischen Bouillon Karbolsäure und zwar so, daß das erste

Röhrchen 2:10000, das zweite 4:10000 etc., das zehnte 20:10000 enthält, steigert also den Zusatz immer um 2 Karbolsäure zu 10000 Bouillon. Die geimpften Röhrchen werden bei einer Temperatur von 30—33° C gehalten. Erhitzt man nach 8—10 Tagen eine Probe aus den verschiedenen Gläschen 15 Minuten auf 65° C, so sterben diejenigen Proben ab, in denen es nicht mehr zur Sporenbildung gekommen ist, dagegen zeigen sich diejenigen, in denen sich Sporen gebildet haben, noch lebenskräftig. Die Röhrchen, die nur 2:10000 Karbolsäure enthalten haben, zeigen stets sporenbildende Bakterien, die, welche 4:10000 und 6:10000 enthielten, häufig, die andern dagegen meist nicht mehr. Haben die Kulturen einmal keine Sporen enthalten, so kann man auch durch Ueberimpfung auf Gelatine oder Agar oder durch Impfung auf Tiere keine Sporenbildung mehr herbeiführen. Dagegen zeigen sich mitunter in der Hinsicht Unregelmäßigkeiten, daß ein Zusatz von 6 Karbolsäure zu 10000 Bouillon die Fähigkeit der Sporenbildung aufhebt, während unter sonst gleichen Verhältnissen noch eine Sporenbildung bei weit höherem Karbolsäuregehalt, z. B. 10:10000, vorkommen kann. Uebrigens verlieren die Milzbrandbakterien die Fähigkeit, Sporen zu bilden, auch nicht plötzlich, sondern es ist eine längere Einwirkung des Antisepticums auf die Zellen notwendig; impft man aus einer solchen Karbolbouillon zu zeitig auf gewöhnliche Nährböden über, etwa nach 3 oder 4 Tagen, so kommt es regelmäßig wieder zur Sporenbildung. Die asporogene Form des Milzbrandbacillus kann durch entsprechende wiederholte Züchtung von Tier zu Tier sehr virulent gemacht werden. Die asporogene Form des Milzbrandbacillus ist der sporenbildenden sehr ähnlich und nur in untergeordneten Punkten verschieden.

Phisalix konnte in ähnlicher Weise wie Roux eine asporogene Form des Milzbrandbacillus durch Anwendung hoher Temperaturen erhalten (56). Wurden gut sporenbildende Milzbrandbakterien mehrere Generationen hindurch bei 42° C gehalten, so verloren sie nach und nach die Fähigkeit, Sporen zu bilden; zwischen der 8. und 12. Generation kam es noch zur Sporenbildung, wenn Abimpfungen bei 30° C gehalten wurden, bei der 12. Generation jedoch erst, wenn die Bakterien den Tierkörper passiert hatten. Nach der 20. Generation bei 42° C kam es in keiner Weise mehr zur Sporenbildung, die Bakterien hatten auch ihre Virulenz fast vollständig eingebüßt. Allerdings giebt Phisalix in einer zweiten Mitteilung (57) an, daß es ihm gelungen sei, auch diese asporogene Form nach und nach wieder in die sporenbildende überzuführen, ohne jedoch den Weg, den er dabei beschritten, mitzuteilen.

In jedem Falle ist die Entstehung einer asporogenen Form beim Milzbrandbacillus auf die längere Einwirkung annormaler Lebensbedingungen zurückzuführen, und der Verlust der Fähigkeit, Sporen zu bilden, ist als eine Degeneration aufzufassen, die bei kurzer Einwirkung eine vorübergehende, bei langer Einwirkung jedoch eine dauernde Eigenschaft der Form werden kann.

Durch Zusatz von geringen Mengen Karbolsäure zu Bouillon gelang es mir, bei unbeweglichen sporenbildenden Bakterien (z. B. Bacterium ramosum und einigen anderen noch nicht benannten Arten) regelmäßig, wenn auch erst nach wiederholten Versuchen, asporogene Formen zu erhalten, die z. T. jetzt schon durch 20 Generationen asporogen geblieben sind. Bei beweglichen Bakterien (Bacillus subtilis,

Bacillus mesentericus vulgatus, Bacillus leptosporus) gelang mir dies nicht oder nur zufällig. Worin diese Verschiedenheit im Verhalten gegenüber der Karbolsäure liegt, ist mir bisher nicht recht klar geworden; die Versuche, die erst unlängst begonnen sind, werden zur Zeit noch fortgesetzt. Möglich ist, daß die zur Sporenbildung sich anschickenden beweglichen Bakterien, wenn sie an die Oberfläche steigen, dem Einfluß der Karbolsäure nicht so ausgesetzt sind.

In den meisten Fällen erleiden die Zellen, in denen sich Sporen bilden, äußerlich gar keine oder doch nur unbedeutende und wenig in die Augen fallende Veränderungen, wie Bacillus subtilis, Megatherium, Bacterium Anthracis etc. Die Form der vegetativen Zelle bleibt hier wenigstens auch bei den sporenbildenden Zellen gewahrt, wenn sie auch häufig etwas kürzer sind, als die noch in lebhaftem Teilungsprozeß befindlichen Zellen.

Bei anderen Arten dagegen unterscheiden sich die sporenbildenden Zellen auch schon in ihrer Form wesentlich von den vegetativen. Sie schwellen nämlich an der Stelle, wo sich die Spore bildet, mehr oder weniger stark an und nehmen infolgedessen je nach der Lage der Spore und dem Grade der Anschwellung sehr verschiedene Gestalten an. Bilden sich die Sporen endständig, so entsteht die sog. Trommelschlägel- oder Köpfchenform, wie sie am ausgeprägtesten beim Tetanusbacillus (Taf. V, Fig. 7, 8) uns entgegentritt. Hier stehen die Sporen nicht nur vollständig polar, sondern sie sind auch nahezu kugelig und übertreffen an Durchmesser die Breite des Stäbchens beträchtlich. Bei dieser Art sind die Sporen auch stets in derselben Weise vollkommen polar gestellt, so daß Zellen, welche über der Spore auch nur ein minimales Zipfelchen von Zelle erkennen lassen, sicher nicht zu Tetanusbacillen gehören. In diesem Falle bildet also die Form der sporentragenden Stäbchen den meisten anderen Arten gegenüber ein vorzügliches und durchaus konstantes Artmerkmal. Aber nicht mehr! Es ist kein Gattungsmerkmal, wie Fischer (25) will, denn es giebt genug andere Arten, bei welchen die Stellung der Spore und damit die Anschwellung sehr variabel sind. Durchmustert man beispielsweise, am besten noch mit einer schwachen Lupe, die Fig. 6, Taf. V, welche sporentragende Stäbchen aus einer Reinkultur des Bacillus oedematis darstellt, so wird man alle Uebergänge zwischen vollkommen Clostridium-artigen Formen mit centraler Spore und Tetanus-ähnlichen mit entständiger Spore und entsprechenden Anschwellungen finden. Ganz ebenso verhält sich der Bacillus des Rauschbrandes und nach den Angaben von Prazmowski auch zuweilen Clostridium butyricum (Taf. II, Fig. 2) und Clostridium Polymyxa (Taf. II, Fig. 5 e). Also auch die spindelförmige Anschwellung der sporentragenden Stäbchen ist keine durchaus konstante Eigenschaft, und kann selbst bei ein und derselben Art in allen denkbaren Uebergängen bis fast zur reinen Köpfchenform variieren. Deshalb ist auch die Gattung Clostridium unhaltbar, sie ist nicht einmal bei den ursprünglich als Clostridium bezeichneten Arten hinreichend scharf charakterisiert. Freilich wird es auch Arten geben, welche ebenso regelmäßig nur in der Mitte Anschwellungen zeigen, wie sie beim Tetanusbacillus nur am Ende auftreten. Dies scheint beispielsweise bei Bacillus inflatus Koch der Fall zu sein. Es ist aber selbstverständlich unmöglich auf Charaktere eine Gattung zu gründen, welche selbst innerhalb einer Art so großen Schwankungen

ausgesetzt sind, daß man einen Teil der Individuen zu dieser, den anderen zu jener Gattung rechnen müßte.

Auch der Grad der Anschwellung kann bei ein und derselben Art außerordentlich variieren. Schon Bacillus subtilis und Bacterium Anthracis zeigen zuweilen geringe Anschwellungen, während die meisten Stäbchen auch nach voller Sporenreife vollständig cylindrisch bleiben. Ganz auffallend variabel zeigen sich auch hier wieder Bacillus oedematis und der Rauschbrandbacillus. Wenn man bei diesen Arten eine Anzahl Präparate aus älteren Reinkulturen durchmustert, so wird man stets einige Zellen mit reifen Sporen finden, die entweder überhaupt nicht angeschwollen sind oder doch nur bei sehr genauer Betrachtung eine Spur von Anschwellung zeigen. Ebenso finden sich einige Clostridium-artig angeschwollene Stäbchen und zwischen diesen beiden Extremen die weit häufigeren Zwischenformen mit größerer oder geringerer Anschwellung. Uebrigens erscheint auch der Grad der Anschwellung, sowie überhaupt die ganze Gestalt der sporentragenden Zellen sehr verschieden, je nachdem nur die vegetativen Teile oder auch die Sporen selbst gefärbt sind, wie dies aus Fig. 7 und 8 der Taf. V ersichtlich ist.

Es ist im vorstehenden bei der Anschwellung bereits darauf hingewiesen worden, daß diese je nach der Lage der Spore bei ein und derselben Art wechseln kann. In der That ist auch die Lage der Spore in der Mehrzahl der Fälle keine so konstante, daß sie als besonders gutes Artmerkmal gelten könnte. Viele Arten haben allerdings vollkommen endständige Sporen und die Lage derselben weicht unter keinerlei Umständen im geringsten von diesem Typus ab. Als Beispiel wurde bereits der Tetanusbacillus angeführt, es können auch noch der sogenannte Trommelschlägelbacillus, ferner der von Kern als Dispora caucasica aus dem Kefir isolierte Organismus, Prazmowski's Vibrio Rugula, Bacillus putrificus coli (Bienstock) u. a. hierher gerechnet werden. Dagegen giebt es kaum Arten, deren Sporen unter allen Umständen genau in der Mitte der Mutterzelle liegen. Gewöhnlich liegen dieselben überhaupt nicht vollkommen in der Mitte, sondern meist dem einen Pol etwas genähert, der Grad dieser Annäherung an den Pol ist aber bei fast allen Arten sehr schwankend und man kann nur ganz allgemein angeben, ob die Mehrzahl der Sporen mehr nach dem Centrum der Zelle zu oder nach dem Pole zu liegt. Zum Teil hängt dies damit zusammen, daß sich die Sporen in einem Zellfaden gewöhnlich so gruppieren, daß die sporentragenden Pole zweier Zellen sich berühren, während die sporenfreien von einander abgekehrt sind; zuweilen freilich liegen auch die Sporen aller Zellen eines Fadens nach derselben Richtung, ohne daß aber diese Verhältnisse irgend wie besonders konstant wären. Kommen bei einer Art die sporenbildenden Stäbchen meist zu Fäden angeordnet vor, so wird man in diesen weit öfter eine mehr polare Lage der Sporen beobachten, als in einzelnen sporentragenden Zellen derselben Art.

Die Größe der sporenbildenden Zellen ist im allgemeinen nicht wesentlich verschieden von der der vegetativen; Zopf (71, p. 82) giebt zwar für seinen Bacillus tumescens an, daß er sowohl in Stäbchen, als in Kokken Sporen bilden könne. Bei dem raschen Wechsel in der Länge der Zellen, solange sie sich in lebhafter Teilung befinden, werden die jugendlichen Zellen aber wohl stets kürzer sein, als die ausgewachsenen, sich zur Sporenbildung anschickenden. Denn man

darf nicht außer acht lassen, daß bei den Stäbchenbakterien jedes Stäbchen auf der Höhe der Entwickelung stets eine Reihe fertiger oder in der Teilung begriffener Zellen darstellt. Die Sporen werden daher, da sie in den ausgewachsenen Zellen sich bilden, auch gleichzeitig in den längsten Zellen entstehen; daß die Zellen im ausgewachsenen Zustande jedoch nicht immer gleich lang sind, sondern das eine Mal vielleicht beinahe isodiametrisch, das andere Mal doppelt so lang als breit, hängt hauptsächlich von äußeren Umständen, namentlich Ernährungsbedingungen, ab.

Der Beginn der Sporenbildung macht sich nun bei den einzelnen Arten in sehr verschiedener Weise geltend. Die meisten beweglichen Arten suchen nach Möglichkeit an die Oberfläche der Flüssigkeit zu gelangen, um den atmosphärischen Sauerstoff in ausreichender Weise sich nutzbar zu machen. Sie schwärmen dann noch eine Weile an der Oberfläche umher, verlieren aber allmählich ihr Bewegungsvermögen und kommen zur Ruhe. Gewöhnlich kommt es dann noch zu einem sehr energischen Wachstum, und die Zellen bleiben wie bei Bacillus subtilis, B. mesentericus vulgatus zu langen, oft unter einander verschlungenen Fäden verbunden. Auch bewegungslose Arten, wie Bacterium ramosum, steigen mitunter in den Flüssigkeiten an die Oberfläche, wahrscheinlich infolge einer Aenderung des specifischen Gewichtes; es kann aber auch die Bildung von Decken an der Oberfläche von Flüssigkeiten bei solchen Arten daher rühren, daß nur die von vornherein an der Oberfläche befindlichen Zellen zu einer energischen Vermehrung und Decken- resp. Fadenbildung gelangen, während die in tieferen Schichten befindlichen infolge des rasch abnehmenden Sauerstoffgehaltes viel langsamer wachsen und ihr Wachstum bald einstellen.

Es giebt jedoch auch bewegliche Bakterien, welche zwar wegen ihres großen Sauerstoffbedürfnisses ebenfalls an der Oberfläche von Flüssigkeiten sich zur Sporenbildung anschicken, ohne jedoch Fäden zu bilden, wie Bacillus Megaterium, der ja nur so wenig zellige Verbände bildet, daß von einer eigentlichen Fadenbildung gar nicht zu reden ist. Andererseits giebt es zahlreiche bewegliche Arten, die weder besonders sauerstoffbedürftig sind, noch auch zur Fadenbildung gelangen. Selbst das Bewegungsvermögen wird bei der Sporenbildung durchaus nicht immer aufgehoben, wie bereits Zopf (71) und Klein (39) beobachteten. Dies scheint sogar bei den anaëroben Arten die Regel zu sein, denn mir ist kein anaërober beweglicher Bacillus bekannt, welcher zur Zeit der Sporenbildung sein Bewegungsvermögen verloren hätte.

Verfolgt man beispielsweise bei Bacillus subtilis die Sporenbildung weiter, wie sie durch Prazmowski und Brefeld erforscht wurde, so findet man in den Zellfäden zunächst noch einen homogenen Inhalt, ohne Beginn irgend einer Differenzierung im Plasma. Sobald aber die Zellteilungen aufhören, oder vielleicht sogar schon früher, wird das Plasma in eigentümlicher Weise feinkörnig; es bilden sich außerdem einzelne größere Körnchen, die man als deutliche Körnchen erkennen kann, während die weitaus meisten dazu zu klein sind und das Plasma nur als feinkörnig erscheinen lassen, ohne daß man die einzelnen Körnchen selbst unterscheiden kann. Später nimmt man ein etwas stärker lichtbrechendes kleines Körnchen wahr, welches meist dem einen Pole etwas genähert erscheint und sich von den übrigen dadurch unterscheidet, daß es wächst und an Lichtbrechungsvermögen zunimmt.

Mit dem Wachstum dieses Körnchens geht die Zahl der Körnchen im Plasma zurück, dasselbe erscheint immer weniger körnig, überhaupt immer weniger dicht und verschwindet zuletzt ganz, während das Körnchen schließlich die Längswände erreicht und zu der stark lichtbrechenden ovoiden Spore wird.

Von dieser zuerst beobachteten und wohl am meisten unter den Bakterien verbreiteten Art der Sporenbildung giebt es nun mehrere verschiedene Uebergänge zu der anderen durch L. KLEIN (39) beobachteten Form der Sporenbildung bei den grünsporigen Sumpfwasserbakterien. Eine Granulierung des Plasmas ist nicht in allen Fällen bei der Sporenbildung zu beobachten, wie bei Bacillus Carotarum und bei BURCHARD's Bacterium pituitans. Bei Bacillus E. PETERS (54) erscheint die Spore nicht als ein kleines, allmählich an Größe zunehmendes Körnchen, sondern es bildet sich an der Stelle zuerst eine Plasmabrücke und dann erscheint die junge Spore von Anfang an in der gleichen Größe aber mit geringerem Lichtbrechungsvermögen, als die spätere reife Spore. Bei den „Sumpfwasserbakterien" endlich beobachtete L. KLEIN (39), daß die Spore bei ihrem Erscheinen von Anfang an sogar etwas größer ist als die reife Spore, daß sie also nicht wächst wie bei B. subtilis, sondern im Gegenteil sich bei der Reifung kontrahiert, Granulierung des Plasmas ist dabei nicht zu beobachten.

Wieder anders verhalten sich die „grünen Kaulquappenbacillen", bei welchen FRENZEL (27) die Sporenbildung beobachtet. Hier entsteht zunächst ein Sporenkern, welcher sich häufig mit einem von dem übrigen Plasma der Zelle verschiedenen Hof umgiebt. Der Sporenkern ist noch teilungsfähig und kann durch seine Teilung bewirken, daß sich in einer Zelle zwei Sporen bilden. Dieser Sporenkern scheint bei seinem Sichtbarwerden ebenfalls gleich dieselbe oder doch annähernd die gleiche Größe zu haben als die zukünftige Spore, wenigstens ist dies nach den Abbildungen wahrscheinlich, obgleich es nicht aus dem Texte hervorgeht.

Bei diesen grünen Kaulquappenbacillen geht der schon in den vegetativen Zellen vorhandene grüne Farbstoff vollständig in die Sporen über, so daß diese sehr dunkelgrün erscheinen. Auch bei den Sumpfwasserbakterien geht der in der vegetativen Zelle allerdings kaum wahrnehmbare grüne Farbstoff in die Sporen über[1]). VAN TIEGHEM giebt dagegen an (65), daß die Sporen bei seinem grünen Bacillus farblos seien und erst die auskeimenden Stäbchen ergrünen, ein Umstand, der mich zu der Annahme veranlaßt, daß VAN TIEGHEM verschiedene Organismen, vielleicht farblose, sporenbildende und grüne nicht sporenbildende Arten zusammenfaßt.

Im allgemeinen wird der Zellinhalt zur Sporenbildung nach und nach völlig verbraucht; die Spore liegt von einer plasmafreien, wässerigen Flüssigkeit umgeben in der Membran der Mutterzelle. Die Spore zieht also alle Eiweißkörper der Zelle an sich und besteht demnach aus weit dichterem, wasserärmerem Plasma, als der Inhalt der vegetativen Zelle. Aber auch hiervon giebt es mehrere und verschiedenartige Ausnahmen. Schon PRAZMOWSKI (59, p. 21) beobachtet,

1) Daß die Zellen dieser Sumpfwasserbakterien thatsächlich eine, allerdings äußerst schwache, Grünfärbung besitzen, konnte ich selbst beobachten.

daß bei Bacillus Ulna zuweilen ein bei der Sporenbildung nicht verbrauchtes Plasmaklümpchen als kleines, glänzendes Tröpfchen übrig bleibt. Das Gleiche gilt von Bacillus Megaterium und Bacillus sessilis, wo es regelmäßig, und Bacillus Brassicae, wo es seltener der Fall ist. In anderen Fällen bleibt ein Teil des Plasmas als trübe, schwach lichtbrechende Masse in der Zelle zurück, von der Spore getrennt durch einen helleren Hof, im übrigen aber meist die ganze Zelle einnehmend. Dies ist bei Bacillus inflatus und B. Ventriculus der Fall, wenn sich nicht zwei Sporen in einer Zelle bilden, wo das gesamte Plasma zur Sporenbildung verbraucht wird. Bei Bacterium perittomaticum Burchard bleibt ein sichelförmiger Rest des Plasmas meist an beiden Polen, seltener an einem, übrig. Bei den grünsporigen Sumpfwasserbakterien Klein's bleibt endlich das Stäbchen auch nach der Reifung der Sporen vollständig mit hyalinem Plasma erfüllt und behält seine Eigenbewegung bei.

Im allgemeinen darf man es als Regel betrachten, daß stets nur eine Spore in jeder Zelle gebildet wird. In der That kommt es bei den weitaus meisten sporenbildenden Arten niemals vor, daß einmal zwei Sporen in einer Zelle entstehen, und es ist auch andererseits der Fall, daß bei einer Art regelmäßig zwei Sporen in einer Zelle gebildet werden, bisher nicht beobachtet worden. Dagegen giebt es einige wenige Arten, bei denen ausnahmsweise, wenn auch mitunter nicht gerade selten, zwei Sporen in einer Zelle entstehen, ohne daß man eine Abnormität darin zu sehen brauchte. Vielleicht ist sogar der tröpfchenförmige Rest des Plasmas, der bei einigen Arten neben der Spore in der Zelle zurückbleibt, als eine zweite rudimentäre oder reduzierte Spore zu deuten, da er sich, wie meine eigenen Untersuchungen an Bacillus sessilis Klein [1]) in vieler Hinsicht ganz ähnlich verhält wie die reduzierten Sporen bei asporogen werdenden Milzbrandbakterien.

Ohne auf die verschiedenen Angaben von mehrsporigen Bakterienzellen näher einzugehen, da es sich in den weitaus meisten Fällen nachgewiesenermaßen um Täuschungen gehandelt hat, müssen doch die wichtigsten hierhergehörigen Daten zusammengestellt werden. Der Erste, der ein zweisporiges Bakterium beschreibt und ihm infolgedessen den Gattungsnamen Dispora verleiht, war Kern (36). Seine aus dem Kefir isolierte Dispora caucasica stellt ein langes, schlankes Stäbchen dar, an dessen beiden Polen sich ohne hervortretende Anschwellung Sporen bilden (Taf. VI, Fig. 15). Indessen ist aus bereits mitgeteilten Gründen sehr zweifelhaft, ob nicht dennoch eine Scheidewand zwischen den beiden Sporen existiert und zweisporige Zellen bei dieser Art vorhanden sind. Wenigstens macht die unklare Darstellung der Sporenbildung den Eindruck, als ob der Autor der Untersuchung nicht vollkommen gewachsen gewesen wäre. Anders verhält es sich mit den von Koch beschriebenen Bacillus inflatus und B. ventriculus. Hier ist zwar das Auftreten von zwei Sporen in einer Zelle durchaus keine regelmäßige Erscheinung, aber doch auch nicht so selten, daß man von einer Abnormität reden könnte. Das Gleiche gilt von Frenzel's grünen Kaulquappenbakterien. Aber nur bei diesen drei Arten kommen öfters 2 Sporen in einer Zelle vor, bei allen anderen bisher bekannten Arten ist es eine sehr große Ausnahme, wenn wirklich einmal zwei

1) Ich verdanke die Kultur der Liebenswürdigkeit des Autors.

vollkommen ausgereifte Sporen in einer Zelle liegen, wie dies wohl hin und wieder sicher beobachtet sein dürfte. Sehr oft sind wohl auch die stark lichtbrechenden Tröpfchen, welche als unbrauchbarer Rest neben der Spore zurückbleiben und meist ebenfalls durch starke Lichtbrechung ausgezeichnet sind, für Sporen gehalten worden. Auch die sogenannten Polkörner, welche bei manchen Bakterien täuschend ähnlich den echten Endosporen sind (Typhusbacillus, Taf. IV, Fig. 1) dürften zu der Annahme von zweisporigen Bakterienzellen häufig Veranlassung gegeben haben. Auf DANGEARD's vielsporigen, grünen Bacillus einzugehen, ist wohl überflüssig, da dieses seltsame Wesen schwerlich den lebenden Bakterienarten zuzurechnen ist.

Die Zahl derjenigen sporenbildenden Bakterienarten, bei denen die Bildung der Sporen genauer untersucht ist, kann gegenwärtig nur als eine sehr geringe bezeichnet werden, wenn man sie mit der Zahl der überhaupt bekannten sporenbildenden Arten vergleicht. Es dürfte deshalb sehr wahrscheinlich sein, daß bei genauerer Untersuchung einer größeren Anzahl sich noch viele neue Einzelheiten ergeben würden, die den Vorgang der Sporenbildung noch mehr als es bisher möglich ist, für die Unterscheidung der Arten nutzbar machen könnten. Und vor allen Dingen wäre es wünschenswert, überhaupt einmal einigermaßen sicher festzustellen, wie viel und welche unter den bisher beschriebenen Arten eigentlich Sporen bilden. Denn der gute Glauben, daß alles, was als Endosporen bezeichnet worden ist, auch wirklich Endosporen sind, dürfte wohl allgemein als erschüttert gelten, seitdem für Typhus- und Rotzbakterien die Sporen zu Plasmaballen innerhalb der Zellen geworden sind, welche mit Dauerzellen nicht das mindeste zu thun haben. Auf diesem Gebiete ist noch sehr viel zu leisten und es sind Arbeiten, die für eine genaue Unterscheidung der Arten unerläßlich sind.

Einzelheiten, auf die hier nicht weiter eingegangen werden konnte, finden im speciellen Teil eine weitgehende Berücksichtigung. Das Verhältnis der jungen Sporenanlage zu den übrigen körnchenartigen Gebilden der Zelle ist an anderer Stelle erörtert. Nur so viel mag hier noch angegeben werden, daß nach BUNGE (11) das Material zum Aufbau der Sporen in Form von Körnern im Bakterienplasma auftritt, „die durch Konfluenz und appositionelles Wachstum allmählich zur Größe der Spore heranwachsen".

§ 4. Form und Bau der Spore.

Nachdem sich die Spore fertig gebildet hat, ist sie zunächst noch kürzere oder längere Zeit von der Membran der Mutterzelle umgeben; bei manchen Arten, z. B. Bacillus subtilis, zerfällt diese sehr rasch, bei anderen dagegen (Bacterium filamentosum E. KLEIN) bleibt sie sehr lange erhalten, wenigstens mehrere Monate, so daß die jungen Keimstäbchen oft auch noch die Membran der Sporenmutterzelle durchbrechen müssen.

Solange die Membran der Mutterzelle noch die Spore umgiebt, ist es oft nicht ganz leicht, sich von der wahren Form und Größe der letzteren ein zuverlässiges Bild zu machen. Sobald sie aber zerfallen ist, treten die reifen Sporen als dunkel und meist scharf konturierte, stark lichtbrechende Körperchen uns entgegen. Die starke Lichtbrechung zeigt sich ja schon während des Bildungsprozesses in auffallender Weise, dagegen treten die an freien Sporen so charakte-

ristischen starken Konturen nicht immer so deutlich hervor, wenn die Sporen noch von der Mutterzellenmembran umgeben ist, besonders wenn bei der Sporenbildung nicht das gesamte Plasma verbraucht wurde.

Die Sporen sind meist eiförmig bis eiförmig-rundlich, es kommen auch kugelige Sporen (Bacillus Tetani) und sehr langgestreckte (Bacillus leptosporus) vor; gewöhnlich sind sie an den Enden abgerundet, zuweilen aber auch, namentlich die längeren, scharf abgehackt, so daß sie beinahe rechteckig aussehen. Sie sind oft erheblich schmäler als die vegetativen Zellen, so daß sie die Längswände nicht berühren; ebenso häufig füllen sie die Zellen im Querdurchmesser aus. Seltener sind sie breiter als die vegetativen Zellen und treiben dann diese in verschiedenem Grade auf. Es ist nicht selten, daß die Sporen bei großzelligen Arten oft sehr klein sind und umgekehrt. Die vegetativen Zellen von Bacillus oxalaticus messen $2^1/_2$—4 μ, die Sporen nur 1,2 μ in der Breite. Beim Bacillus Tetani sind die vegetativen Zellen 0,9—1,1 μ breit, die Sporen dagegen 1,5—1,9 μ.

Der Bau der Sporen ist wohl im allgemeinen bei allen Arten der gleiche: ein protoplasmatischer, sehr wasserarmer und kernloser[1]) Inhalt wird von einer mehr oder weniger derben Sporenmembran umgeben. Diese Sporenmembran ist früher, wie es scheint, entweder nicht beobachtet worden, oder man hat ihr Wesen verkannt. Cohn (15, p. 264) äußert sich über den Bau der Spore nur sehr kurz: „Wenn die Spore durch Austritt aus ihrer Mutterzelle völlig frei geworden, zeigt sie eine zarte, anscheinend gallertartige Umhüllung (Sporenhaut) und einen stark lichtbrechenden Inhalt. Aus der fettigen, Wasser nicht annehmenden Beschaffenheit der weißen Schuppenhäutchen, die, wie wir nunmehr wissen, ganz und gar aus den im Schleim eingelagerten Bacillussporen gebildet sind, ist zu vermuten, daß entweder der Inhalt dieser Sporen ölartig, oder ihre Membran für Wasser schwer benetzbar ist.“ Auch Koch (42, p. 289) giebt seine Ansicht über den Bau der Bakterienspore (Bacterium Anthracis) in wenigen Worten und meint aus den Keimungsvorgängen schließen zu dürfen, „daß sie aus einem stark lichtbrechenden Tröpfchen, vielleicht einem Oel, besteht, welches von einer dünnen Protoplasmaschicht eingehüllt ist. Letztere ist die eigentliche entwickelungsfähige Zellsubstanz, während ersteres vielleicht einen bei der Keimung zu verbrauchenden Reservestoff bildet“.

Aus diesen beiden ersten Angaben über den Bau der Sporen ist zu entnehmen, daß weder Cohn noch Koch das Vorhandensein einer derben, festen Sporenmembran erkannt hatten und daß überhaupt die Vorstellung, welche sie sich von dem Bau der Spore machten, nach unseren heutigen Kenntnissen nicht zutreffend war. Prazmowski und Brefeld haben auch hier die wichtigsten Einzelheiten hinsichtlich der Beschaffenheit von Membran und Inhalt bereits festgestellt.

Die Sporenmembran ist zweifellos bei den einzelnen Arten sehr ungleich ausgebildet. Sie besteht vermutlich ebenso wie die Membran der vegetativen Zellen aus Eiweißkörpern, aber, wie es scheint, ist

1) Hegler (30) giebt allerdings an, in Sporen von Bakterien Kerne durch Färbungen nachgewiesen zu haben. Mir ist dies bis jetzt nicht gelungen, und ich halte bis zum Erscheinen seiner diesbezüglichen Arbeit an dem Nichtvorhandensein von Kernen in Sporen fest.

ihre Zusammensetzung nicht bei allen Arten die gleiche. Darauf weist schon die außerordentlich verschiedene Quellungsfähigkeit der Membran bei der Keimung hin; bei B. leptosporus KLEIN verquillt sie bei der Keimung so vollständig, daß sie niemals als besonderes Organ in Erscheinung tritt, und ähnlich ist es unter gewissen äußeren Bedingungen bei Bacillus Anthracis. Dagegen bleibt sie noch lange, nachdem das schwärmende Stäbchen sie verlassen hat, nahezu unverändert bestehen bei Bacillus subtilis. Zwischen diesen Extremen finden sich nun alle Zwischenstufen. Ebenso ist sie bei den verschiedenen Arten ungleich dick; bei B. subtilis zeigt sie sich außerordentlich derb und widerstandsfähig, sie schrumpft auch, nachdem sie abgeworfen ist, kaum merklich zusammen, bei anderen Arten ist sie äußerst zart und dünn und fällt, sobald sie abgeworfen ist, vollkommen zusammen (Bacterium goniosporum, Bacillus paucicutis BURCHARD).

Aber die Membran ist auch nicht an allen Stellen gleich stark, bei manchen Arten ist sie an den Polen stärker und widerstandsfähiger als an den Längsseiten, bei den meisten aber scheint sie an den Polen dünner zu sein. Auf diesem Unterschied beruht das verschiedenartige Auskeimen, denn die jungen, in der Spore eingeschlossenen Stäbchen keimen nicht etwa das eine Mal parallel, das andere Mal senkrecht zur Längsrichtung der Spore, sondern ihre Längsstreckung fällt immer mit der Längsachse der Spore zusammen. Nur tritt es natürlich da aus der Sporenmembran hervor, wo diese dem wachsenden Stäbchen den geringsten Widerstand entgegensetzt. Dies kann nun an den Polen am Aequator oder an irgend einer beliebigen Stelle zwischen beiden sein, immer aber ist es bei derselben Art auch die gleiche Stelle. Es giebt also einen Locus minoris resistentiae bei der Sporenmembran, der für jede Art charakteristisch ist. Ob nun an dieser Stelle eine Resorption der Membran, oder eine Erweichung erfolgt, oder ob sie hier in der That dünner ist und deshalb bei der Keimung leichter zerreißt, ist noch nicht festgestellt. Bei Bacillus loxosporus ist es wohl sicher, daß eine Zerreißung der Membran am Aequator erfolgt, da sich die eine Hälfte derselben bei der Keimung kappenartig umlegt. Bei anderen Arten scheint jedoch eine Erweichung vorzukommen, namentlich bei polarer Keimung, da man schon lange vor dem Austreten des Stäbchens an dem betreffenden Pole ein Dünnerwerden der Membran beobachten kann (auch von PRAZMOWSKI beobachtet). Wenn ein Zerreißen vorkommt, so wird in den meisten Fällen die Sporenmembran an der betreffenden Stelle wohl ziemlich stark gedehnt werden, so daß sie sehr dünn wird, denn es ist in der Regel sehr schwer, die Ränder der Membran an der Austrittsstelle des Stäbchens zu erkennen.

Bei B. subtilis erscheinen während der Keimung an den Polen zwei dunkle Schatten, welche wohl nur so zu deuten sind, daß die Membran an diesen Stellen dicker ist, als an den Längsseiten. Da an eine Verdickung der Sporenmembran während der Keimung wohl kaum zu denken ist, so kann diese Erscheinung ihre Ursache entweder darin haben, daß die Membran an den Polen quillt, oder daß sie umgekehrt an den Längsseiten teilweise resorbiert wird, so daß die ursprünglich gleichmäßige dunkle Konturierung hier verschwindet und nur an den Polen bestehen bleibt. Vielleicht auch ist diese Bildung schon in der ruhenden Spore vorhanden und kommt nur nicht zur Beobachtung wegen des allzu starken Lichtbrechungsvermögens des

Inhaltes und der erheblich geringeren Größe der ungequollenen Spore. Auch durch die Quellungserscheinungen während der Keimung kann diese von Anfang an vorhandene, aber in dem geschrumpften Zustande der Membran nicht erkennbare Verschiedenheit erst hervortreten.

Die Sporenmembran erscheint in der Regel als eine einfache Hülle, in welcher man eine innere und äußere Haut nicht unterscheiden kann. Ob die Membran des jungen Keimstäbchens sich erst bildet, wenn die Keimung eingeleitet ist, oder ob sie schon in der ruhenden Spore vorhanden ist und gewissermaßen ein Endosporium darstellt, ist nicht bekannt, da die Kleinheit der Sporen und ihre außerordentliche Widerstandsfähigkeit gegenüber Färbungen bei diesen Untersuchungen bis jetzt unüberwindliche Schwierigkeiten mit sich brachten. Dagegen scheint es, als ob die abgeworfene Sporenmembran noch aus zwei verschiedenen Häuten besteht, denn es gelang BURCHARD bei einer Art (Bacterium Petroselini) zu beobachten, daß nach einander von demselben Keimstäbchen zwei verschiedene Sporenhäute abgestoßen werden, von denen die erstere dunkler und derber, die letztere sehr zart und hell ist. Ich selbst konnte mich von dieser Thatsache wiederholt überzeugen (Taf. VI, Fig. 28). Es liegt nun nahe, anzunehmen, daß auch bei anderen Bakteriensporen eine ähnliche Gliederung der Sporenmembran vorhanden ist, daß es aber entweder nicht zu einer Trennung zwischen beiden Häuten kommt, oder daß die eine dieser Membranen verschleimt oder resorbiert wird.

Wann die Membrann bei der sich bildenden Spore auftritt, ist noch nicht festgestellt. Bei denjenigen Arten, bei welchen ein allmähliches Wachstum der Spore stattfindet, ist sie jedenfalls schon vorhanden, ehe die Spore ihre definitive Größe erreicht hat, aber gewiß nur als sehr dünnwandiges, zartes Häutchen. Denn oft lassen noch Sporen, deren Lichtbrechungsvermögen schon ein sehr hohes ist, noch keine Spur von den dunklen Konturen erkennen, welche den derbwandigen Sporen eigentümlich ist.

Der Inhalt der Spore besteht nicht aus einem ölartigen Reservestoff, wie man früher annahm, sondern aus einem Protoplasma, welches nahezu oder vollkommen wasserfreie Eiweißkörper umfaßt. Daß der Sporeninhalt ein sehr wasserarmes Protoplasma sein muß, geht schon daraus hervor, daß bei den meisten Bakterien der gesamte protoplasmatische Inhalt der sehr viel größeren vegetativen Zellen in ihm Platz findet, während innerhalb der Mutterzellmembran nur eine wässerige Flüssigkeit außer der Spore übrig bleibt. Es findet also eine Kondensation der Eiweißkörper zu ruhendem Protoplasma unter Ausstoßung von Wasser statt, ähnlich wie sich auch in den Samen der Phanerogamen ein sehr wasserarmes Protoplasma findet. Eine Behandlung der Bakteriensporen mit Chloroform, Aether, Schwefelkohlenstoff oder Alkohol ändert an ihrem hohen Lichtbrechungsvermögen nichts, ein Zeichen, daß dasselbe nicht durch das Vorhandensein ölartiger Körper bedingt sein kann.

Gewöhnlich zeigt das Sporenplasma neben seinem starken Lichtbrechungsvermögen einen schwach grünlichen oder bläulichen, zuweilen auch gelblichen oder rötlichen Farbenton, aber so unbedeutend, daß man ihn erst bei sehr genauer Untersuchung und besonders günstigem Licht wahrnimmt. Sieht man von diesem vielleicht nicht einmal auf einer wirklichen Färbung der Sporen beruhenden Tone ab, so kann man die Sporen als farblos bezeichnen. Nur einige wenige Arten

besitzen zweifellos und oft sogar intensiv gefärbte Sporen. Am lebhaftesten ist die Färbung der Sporen bei den grünen Kaulquappenbacillen FRENZEL's (27), die nach der Abbildung ganz intensiv grün sind. Weniger stark ist die grüne Färbung bei den Sporen der Sumpfwasserbakterien KLEIN's (39). Bei Bacillus melanosporus EIDAM (SCHRÖTER, 62, p. 159) sind vielleicht die Sporen schwarz gefärbt, wenigstens deutet der Name darauf hin, während die kurze Beschreibung bei SCHRÖTER dies wieder zweifelhaft erscheinen läßt. Bacillus erythrosporus COHN soll nach EIDAM und COHN schmutzig blaßrote Sporen bilden, nach SCHRÖTER (62, p. 158) ist nur die Masse, in welcher die Sporen lagern, rostrot, während die Sporen selbst farblos sind. Ich selbst habe diesen Organismus, der von FLÜGGE den fluorescierenden Bakterien zugewiesen wird, niemals erhalten können; alles was ich bisher als Bacillus erythrosporus erhielt, bildete keine Sporen [1]).

Das starke Lichtbrechungsvermögen der Sporen, ihre rundliche Form und ihr eigentümliches Verhalten gegen Farbstofflösungen lassen sie im allgemeinen leicht erkennen. Indessen giebt es doch häufig genug Bildungen anderer Art in den Zellen, welche sich nicht leicht von Sporen unterscheiden lassen.

Zunächst seien hier die sogenannten Polkörner des Typhusbacillus angeführt, die lange Zeit für echte Endosporen gehalten worden sind, bis BUCHNER (7) sie richtig als Plasmaklumpen in der Zelle erkannte, welche dadurch namentlich bei Färbungen hervortraten, daß neben ihnen nur sehr schwach gefärbte Zellpartien, „Lücken" oder, wie wir besser sagen, Vakuolen liegen (Taf. IV, Fig. 1). Sie zeigen sich allerdings nicht so stark lichtbrechend als echte Endosporen, indessen doch viel stärker als der übrige Zellinhalt und dies, in Verbindung mit ihrer rundlichen Form, mag zu der Annahme, daß sie Sporen seien, Veranlassung gegeben haben. Hinsichtlich ihrer Färbbarkeit unterscheiden sie sich in nichts von dem gewöhnlichen Bakterienplasma und haben keinerlei Aehnlichkeit mit Sporen. Aehnliche Bildungen sind wohl sehr häufig für Sporen gehalten worden, und es entzieht sich jeder Beurteilung, was bei den vielen Angaben über gefundene Sporen bei Bakterien wirkliche Sporen oder Plasmaballen, „Polkörner", gewesen ist, wenn nicht die Keimung beobachtet wurde.

Von MOELLER (47) und BUNGE (11) werden auch öl- oder fettartige Tröpfchen im Innern von Bakterienzellen beobachtet, die unter Umständen Sporen vortäuschen können und sich namentlich gewissen Färbungsmethoden gegenüber wie Sporen verhalten; eine Behandlung der Deckgläschen vor der Färbung mit Chloroform reicht zur Entfernung dieser Gebilde hin. Vielleicht sind, namentlich wo sich die Angaben über das Auftreten von Sporen auf die sogenannte Sporenfärbung stützten, auch solche Fetttröpfchen zuweilen als Sporen gedeutet worden.

Schließlich ist noch auf eine sehr wichtige Gruppe von Zelleinschlüssen aufmerksam zu machen, die häufig zu Verwechselungen mit Sporen oder deren Jugendzuständen geführt haben mögen. Es sind dies die sogenannten „sporogenen Körnchen" ERNST's, die jedenfalls

1) Erst neuerdings habe ich mehrere verschiedene fluorescierende Arten auf Quittenschleim zur Sporenbildung bringen können. Sie zeigten sämtlich rötlich glänzende Sporen.

bei sehr vielen Arten, wie BUNGE (11) nachweisen konnte, gar nicht mit der Sporenbildung zusammenhängen. Es sind von manchen Bakteriologen als sporogene Körnchen gewisse im Inhalte der Bakterienzellen auftretende körnchenartige Gebilde bezeichnet worden, die sich Farbstoffen gegenüber anders verhalten als das übrige Plasma, und es sind wirkliche Sporeninitialen und Chromatinkörnchen, vielleicht auch noch Körnchen anderer Natur, kritiklos zusammengeworfen worden.

Der erste, der diese Körnchen mit der Sporenbildung in Zusammenhang brachte, war ERNST (20). Er färbt seine Xerosebacillen in der Weise, daß auf das wie gewöhnlich fixierte Präparat LÖFFLER'sche Methylenblaulösung aufgetropft und dieses nun $^1/_2$ Minute bis zum Aufsteigen leichter Nebel erhitzt wird; zum Sieden darf es aber dabei niemals kommen, sonst ist das Präparat unbrauchbar. Dann wird mit Wasser abgespült und 1—2 Minuten mit Bismarckbraun nachgefärbt. Es erscheinen dann die Bacillen schwach gelblich gefärbt und ihnen eingelagert 1, 2, 3, seltener ganze Reihen von 6—8 tiefblau gefärbten Kügelchen. Diese Kügelchen waren schon im ungefärbten Stäbchen als stark lichtbrechende Punkte zu erkennen. Die gleiche Erscheinung konnte ERNST an einer Sarcine feststellen, ebenso bei Bacillus cyanogenus, während sie bei einer Anzahl anderer Organismen (auch bei B. Anthracis) fehlte. ERNST hält nun diese Körnchen für Sporen. NEISSER (49) nimmt die Untersuchungen über diese Körnchen ebenfalls zunächst beim Xerosebacillus auf und kommt zu der Ansicht, daß die Sporenbildung und nicht die Teilung der gewöhnliche Vermehrungsprozeß bei dieser Art sei, eine Anschauung, die in ihrer Eigentümlichkeit nur dadurch verständlich wird, daß NEISSER eben Dinge als Sporen angesehen hat, die gar keine Sporen waren. In einer späteren Arbeit führt ERNST (21) dann weitere Untersuchungen über die Sporenbildung verschiedener Bakterien an; er findet Teilungen der sporogenen Körner und ist geneigt, dieselben einerseits als Kerne, andererseits aber auch als Sporeninitialen anzusehen. Beim Behandeln mit kochender Methylenblaulösung verschwinden die schwarzblauen Körnchen.

BUNGE (11) konnte nun zeigen, daß diejenigen Körnchen, welche beim Kochen in Methylenblaulösung verschwinden, mit den Sporen gar nichts zu thun haben, sondern ganz anderer Natur sind. Bei den jüngsten Anlagen von Sporen zeigt sich vielmehr schon die große Widerstandsfähigkeit gegen die Aufnahme von Farbstoffen. Ja bei zwei Arten, bei denen die Sporenbildung besonders gut bekannt ist, bei Bacillus Megaterium und B. Anthracis, kommen sporogene Körner im Sinne ERNST's überhaupt nicht vor. Denn die sporogenen Körner verschwinden in kochender Methylenblaulösung, während sich bei diesen Arten die Körnchen intensiv blau färben und nach BUNGE die wirklichen Sporenanfänge darstellen.

Die große Widerstandsfähigkeit der Sporen gegen äußere Einflüsse ist in der Regel auf Beschaffenheit der Membran zurückgeführt worden. Indessen schon CRAMER (17) giebt an, daß die Resistenz der Sporen gegen trockene Hitze auf ihrem hohen Trockengehalt beruhe, da sie ihr sämtliches Wasser nur als hygroskopisches enthielten, also in trockener Luft sehr rasch Wasserdampf abgeben und dann vermutlich nur aus reinem, wasserfreiem Eiweiß bestünden. Wasserfreies Eiweiß ist aber bekanntlich sehr viel schwerer zu zersetzen als wasserhaltiges, es bleibt demgemäß unter Verhältnissen noch lebend, wo wasserhaltiges

— z. B. durch Koagulieren — längst abgestorben ist. Darauf beruht auch die schwere Färbbarkeit der Sporen und selbst der Sporeninitialen. Denn lebendes Plasma nimmt keine Farbstoffe auf, oder doch erst im Moment des Absterbens und so lange die Sporen lebendes Plasma enthalten, bleiben sie ungefärbt, oder es färbt sich höchstens eine äußere Schicht, eine Gallerthülle oder die Membran, aber nicht der eigentliche Träger des Lebens, der protoplasmatische Inhalt. Die Ansicht, daß die Membran infolge ihrer Durchtränkung mit Oel für Wasser schwer benetzbar sei und dadurch der Spore einen außergewöhnlichen Schutz gewähre, muß zurückgewiesen werden, seit DYRMONT und NENCKI (1) nachgewiesen haben, daß die Sporen kaum nennenswerte Mengen von Fett enthalten. Außerdem kann aber, wie BUNGE richtig hervorhebt, unmöglich die Sporenmembran die Hauptursache der schweren Farbstoffaufnahme bei den Sporen sein, da sich selbst die jüngsten Zustände der Sporen, welche wahrscheinlich überhaupt noch keine Membran besitzen, schon beinahe ebenso widerstandsfähig gegen die Färbung verhalten, wie reife Sporen.

§ 5. Keimung der Sporen.

Die Keimung der Bakterienspore ist ein durchaus charakteristischer Vorgang und weist bei den einzelnen Arten Verschiedenheiten auf, die, so geringfügig sie auf den ersten Blick erscheinen mögen, dennoch zu den wichtigsten und unveränderlichsten Artmerkmalen gehören. Leider ist die Keimung der Sporen noch bei einer viel kleineren Zahl von sporenbildenden Bakterienarten beobachtet als die Bildung und es sind, wenn man von den durch BURCHARD untersuchten Arten absieht, nicht viel mehr als 10, bei denen die Art und Weise der Sporenkeimung bis in die feinsten Details hinein untersucht ist.

Daß die Sporen nicht auf demselben Nährboden keimen, auf dem sie sich entwickelt haben, ist schon von COHN (15) beobachtet worden, und KOCH (42) führt ausdrücklich an, daß die Sporen des Milzbrandbacillus erst keimen, wenn sie in neue Bouillon übertragen werden. Diese Eigenschaft der Sporen, nur auf frischen Nährböden zu keimen, ist eine ganz allgemeine und leicht verständliche, wenn man daran denkt, daß die Sporen sich ja eben erst bilden, wenn der Nährboden eine für die vegetative Vermehrung ungeeignete Beschaffenheit angenommen hat. Dagegen kann es bei einer Spore unter Umständen selbst in destilliertem Wasser zur Keimung kommen, auch wenn sich die betreffende Art darin nicht weiter zu entwickeln vermag. Im allgemeinen wird aber ein neuer weder erschöpfter noch von den Stoffwechselprodukten derselben Art übersättigter Nährboden dazu gehören, um eine Keimung der Bakterienspore herbeizuführen. Stoffwechselprodukte einer Art, auch wenn sie in einer Menge angehäuft sind, daß sie derselben eine weitere vegetative Vermehrung vollständig unmöglich machen, haben oft keinen bemerkenswerten Einfluß auf die Entwickelung einer anderen Art und hindern ebensowenig bei dieser die Keimung der Sporen. Es kann sogar der Fall eintreten, daß die Stoffwechselprodukte der einen Art der andern zur Nahrung dienen und daß die zweite Art so viel von den Stoffwechselprodukten der ersten zersetzt, daß diese sich wieder weiter ent-

wickeln, es unter Umständen sogar zum Auskeimen der Sporen bringen kann.

Die Keimung der Sporen ist aber weiter noch besonders von genügender Feuchtigkeit und Wärme abhängig. Es scheint, daß die Feuchtigkeit eine weit höhere sein muß als für die vegetative Vermehrung, denn reines Sporenmaterial keimt auf älterem, etwas eingetrocknetem Agar oft nicht mehr aus, während vegetative Zellen sich noch lebhaft auf dem gleichen Nährboden entwickeln. Die Temperatur, bei welcher die Sporen keimen, liegt im allgemeinen nur wenig höher als die untere Temperaturgrenze für das Wachstum der betreffenden Art, indessen kann die Keimung bei so niedrigen Temperaturen außerordentlich langsam vor sich gehen und Tage in Anspruch nehmen, während sie bei der gleichen Art unter günstigeren Temperaturbedingungen schon nach wenig Stunden erfolgen kann. Obgleich bei jeder Art Verschiedenheiten vorkommen, so mögen doch einige Zahlenangaben hier folgen, die den Einfluß der verschiedenen Temperaturen auf die Entwickelung der Bakterien erläutern. Bei Bacillus subtilis verliefen von der Keimung der Spore bis zur Bildung der fertigen Spore bei 14° C 72 Stunden, bei 18° C 54 Stunden, bei 20° C 48 Stunden, bei 25° C 40 Stunden, bei 30° C 33 Stunden, bei 35° C 26 Stunden, bei 38° C 22 Stunden, bei 40° C 38 Stunden[1]). Es giebt also auch hier ein Optimum, welches zwischen 35° C und 38° C fällt. Gelten diese Zahlen auch nur von der Entwickelung von Spore zu Spore, so ist die Schnelligkeit des Auskeimens doch ungefähr proportional; sie läßt sich aber deshalb sehr schlecht genauer angeben, weil einmal die einzelnen zur Beobachtung gelangenden Sporen ganz ungleich keimen und dann auch, weil der Augenblick, in welchem die Spore als gekeimt zu betrachten ist, nur ungefähr angegeben werden kann.

Auch die Beschaffenheit des Nährbodens mag einen Einfluß auf die Schnelligkeit der Keimung haben, vielleicht auch das Licht, doch ist hierüber nichts bekannt.

Soweit bis jetzt Keimungen von Bakteriensporen beobachtet worden sind, scheinen die ersten Veränderungen in der Spore überall dieselben zu sein: Anschwellung und Abnahme des Lichtbrechungsvermögens. Der vorher stark glänzende Inhalt der Spore wird matter, mehr dem Zellinhalt vegetativer Zustände ähnlich, während die Spore gleichzeitig infolge von Wasseraufnahme erheblich, oft bis auf die doppelte Größe anschwillt. Die vorher scharfen und zuweilen eckigen Konturen werden unbestimmter und runder; oft erscheint eine hellere Zone um die Spore, wie ein lichter Hof, welcher an der ruhenden nicht bemerkt wurde. Ist aber von vornherein ein Gallertmantel um die Spore herum gewesen, wie bei B. leptosporus, so wächst derselbe heran, wird breiter, aber weniger deutlich erkennbar.

Der eigentliche Vorgang der Keimung kann nun auf dreierlei verschiedene, aber nicht ohne Uebergänge dastehende Art verlaufen.

Es kommen erstens Arten vor, bei denen es zu einer Abhebung einer eigentlichen Sporenmembran bei der Keimung nicht kommt. Man muß dann annehmen, daß sich entweder die Sporenmembran

1) Ich muß aber dabei bemerken, daß diese Zahlen zu sehr verschiedenen Zeiten erhalten worden sind und keine zusammenhängende Versuchsreihe darstellen.

einfach zur Membran des jungen Stäbchens entwickelt, oder, was wahrscheinlicher ist, daß die Sporenmembran während des Keimungsprozesses so stark und schnell verschleimt, daß sie bei der Beobachtung überhaupt nicht als ein gesondertes Organ sichtbar wird. Die Zahl der bekannten in dieser Weise keimenden Bakterienarten ist bisher sehr gering. Als typisches Beispiel kann Bacillus leptosporus KLEIN (40) gelten. Die Sporen dieser Art sind sehr lang und nahezu rechteckig, dunkel konturiert und stark lichtbrechend. Sie sind von einem Hof umgeben, der mit der Spore zusammen ungefähr so breit ist, als die vegetativen Stäbchen. Derselbe verliert sich auch zunächst noch nicht, wenn sich die Spore zu strecken beginnt. Anfangs nehmen die Sporen namentlich in der Dicke zu, bis sie ungefähr so dick werden, als die vegetativen Stäbchen, dann beginnt eine kräftige Längsstreckung; an den beiden Enden bleibt zunächst noch ein etwas dunklerer Schein als einzige Erinnerung an die ursprünglich dunkel konturierte Sporenmembran, aber auch dieser schwindet und ebenso geht das starke Lichtbrechungsvermögen der Spore in das schwächere des vegetativen Stäbchens ganz allmählich über. In keinem Stadium kann man auch nur die geringste Abhebung einer Sporenmembran beobachten. Auch der Gallerthof verschwindet allmählich und die langgestreckte Spore geht unmerklich und ohne daß ein bestimmter Augenblick dabei bezeichnet werden kann, in das junge Stäbchen über.

Zweitens giebt es Arten, bei denen es zu einer deutlichen Abhebung der Sporenmembran bei der Keimung kommt und zwar so, daß das Stäbchen durch einen polaren Riß in der Sporenhaut ausschlüpft. Als ein Beispiel für diese Arten mag Bacillus Amylobacter gelten. Auch bei Bacillus Amylobacter VAN TIEGHEM geht der Keimung der Spore nach PRAZMOWSKI's Darstellung zunächst eine Abnahme des Lichtbrechungsvermögens und eine Zunahme des Volumens vorauf. Dann erscheint die bis dahin gleichmäßig doppelt konturierte Membran an einem Ende der Spore unterbrochen, „als ob ein kleines Stückchen derselben (der Membran) an dieser Stelle resorbiert wäre". An dieser Stelle tritt auch das junge Stäbchen durch eine polare Oeffnung der Sporenmembran hervor, indem sich anfangs eine zarte, kaum von der Spore sich unterscheidende Papille hervorwölbt, die aber bei weiterem Wachstum deutlich Verschiedenheit in der Lichtbrechung gegenüber dem noch von der Sporenhaut bedeckten Teil zeigt. Bei weiterem Wachstum des jungen Stäbchens zieht sich dann das hintere Ende etwas weiter vor, so daß man die leere Sporenmembran deutlich auf dem Ende des Stäbchens aufsitzen sieht, bis sie schließlich, oft erst, wenn sich die Stäbchen in Bewegung setzen, abgestreift wird. Es ist dies die häufigste Form der Keimung.

Die dritte Art der Sporenkeimung unterscheidet sich von der vorigen dadurch, daß das junge Stäbchen durch einen äquatorialen Riß der Sporenmembran austritt. Man könnte annehmen, daß in diesen Fällen die Keimung der Spore senkrecht zu ihrer Längsrichtung, also auch senkrecht zur Längsrichtung der Sporenmutterzelle, stattfindet. Dies ist aber nicht der Fall. Vielmehr tritt das junge Stäbchen öfters mit dem gewölbten Rücken hervor und wächst weiter, während die beiden Enden in den Enden der Spore stecken bleiben. Dies wäre unmöglich, wenn die Wachstumsrichtung des Stäbchens senkrecht zu der Längsrichtung der Spore stände. Solche

hufeisenförmig gekrümmte Keimstäbchen (Taf. VI, Fig. 29) sind schon mehrfach beobachtet worden (DE BARY 3, p. 17, A. KOCH 41, Fig. 4), auch ich habe sie, obwohl nur sehr selten, bei Bacillus subtilis und einer anderen, etwas größeren, später nicht weiter beobachteten, Art wahrgenommen. Die Zahl der Arten, welche mittels eines äquatorialen Risses der Sporenhaut keimen, ist eine beschränkte; als typisches Beispiel kann der am gründlichsten in dieser Beziehung untersuchte Bacillus subtilis gelten, dessen Sporenkeimung durch PRAZMOWSKI und BREFELD sehr genau beschrieben worden ist. Nachdem sich die längliche, stark lichtbrechende Spore vergrößert und ihren starken Glanz verloren hat, zeigen sich an den beiden Polen der Spore eigentümliche dunkle Schatten, während die Mitte heller ist, eine Erscheinung, die nur bei Bacillus subtilis so auffallend hervortritt. Bald wölbt sich dann eine zarte Papille an einer der Längsseiten der Spore hervor und in einem gewissen Alter ist die keimende Spore einem ganz jungen, kurz gestielten Hutpilz nicht unähnlich. Bei weiterem Wachstum tritt nun das Stäbchen deutlich hervor, teilt sich und wirft schließlich die leere Sporenhaut ab, welche auch jetzt noch die erwähnten polaren Schatten zeigt.

Von diesen typischen drei Formen der Sporenkeimung giebt es nun fast bei jeder Art irgend welche kleinen Abweichungen, die aber meist so charakteristisch sind, daß sie zu den vorzüglichsten Unterscheidungsmerkmalen nahe verwandter Arten gehören, zumal sie durchaus unveränderlich sind. Es ist notwendig, die mannigfaltigen, bis jetzt bekannten Verschiedenheiten etwas genauer zu besprechen, da sie im systematischen Teil nur kurz erwähnt werden können.

Das Bacterium Anthracis keimt in einer Weise, die zwischen der ersten und zweiten Form steht, aber die Keimung ist verschieden je nach dem Nährboden, in welchem sich die Sporen befinden. Dies geht schon aus den Angaben der verschiedenen Beobachter, die sich zu widersprechen scheinen, hervor. KOCH (42, p. 289) beschreibt die Keimung der Milzbrandspore folgendermaßen: „Bei genauer Untersuchung mit stärkeren Vergrößerungen (z. B. Hartnack immers. 9) erscheint jede Spore von eiförmiger Gestalt und in eine kugelige, glashelle Masse eingebettet, welche wie ein heller, schmaler, die Sporen umgebender Ring aussieht, deren kugelige Form aber beim Rollen der Sporen nach verschiedenen Richtungen leicht zu erkennen ist. Diese Masse verliert zuerst ihre Kugelgestalt, sie verlängert sich in der Richtung der Längsachse der Sporen nach der einen Seite hin und wird langgezogen eiförmig. Die Spore bleibt dabei in dem Pol des kleinen walzenförmigen Körpers liegen. Sehr bald wird die glashelle Hülle länger und fadenförmig und zu gleicher Zeit fängt die Spore an, ihren starken Glanz zu verlieren, sie wird schnell blaß und kleiner, zerfällt wohl auch in mehrere Partien, bis sie schließlich ganz verschwunden ist". Die Nährflüssigkeit war Humor aqueus.

KOCH hat also bei seiner Keimungsbeobachtung nicht die Abhebung einer distinkten Sporenmembran gesehen und in der That kommt es bei Bacterium Anthracis in flüssigen Nährsubstraten häufig nicht dazu (Taf. VI, Fig. 20a), ganz wie bei Bacillus leptosporus. Auf festen Nährsubstraten (Agar) spielt sich der Keimungsvorgang jedoch folgendermaßen ab (Taf. VI, Fig. 20b): Die Spore vergrößert sich unter Abnahme ihres starken Lichtbrechungsvermögens bis auf

etwa das Doppelte; die vorher dunklen Konturen werden heller und schließlich an dem einen, sich etwas zuspitzenden Pol so matt, daß sie kaum noch als eine feine Grenzlinie gegenüber dem Nährsubstrat zu unterscheiden sind. An dieser Stelle bricht auch das junge Stäbchen hervor und sobald dasselbe etwas herangewachsen ist, läßt sich auch die nach dem Zerreißen etwas sich zusammenziehende Sporenmembran an der Basis des Stäbchens erkennen. Sie wird aber auch beim weiteren Wachstum des Stäbchens nur selten abgeworfen, sondern verquillt sehr rasch und so vollständig, daß bald nichts mehr von ihr wahrzunehmen ist. Wird sie aber einmal abgestreift, so stellt sie eine gallertige farblose Hülse dar, die nur wenig von dem umgebenden Agar in ihrem Lichtbrechungsvermögen abweicht. Das in flüssigen Nährsubstraten gewöhnlich auftretende Verquellen und Verschwinden der Sporenmembran während der Keimung hat nun KOCH zu der Deutung veranlaßt, daß der helle Hof die eigentliche lebenskräftige Zellsubstanz sei, während der hellglänzende Teil nur eine Reservesubstanz darstelle. Die Auffassung des Keimungsvorganges ist deshalb auch naturgemäß eine ganz andere, als jetzt, wo die Rolle der Sporenmembran bei der Keimung bekannt ist.

Zwischen der zweiten und dritten Form der Sporenkeimung giebt es ebenfalls einige Uebergänge. Bei Bacillus Carotarum liegt das Loch, durch welches das junge Stäbchen heraustritt, in der Nähe des Aequators, bei Bacillus loxosus BURCHARD (Taf. VI, Fig. 24) liegt die Oeffnung der Sporenmembran genau in der Mitte zwischen Pol und Aequator. Bei Bacillus loxosporus BURCHARD (Taf. VI, Fig. 27) tritt eine ganz eigenartige Erscheinung ein: Das Stäbchen bleibt in der Längsachse der Spore, obgleich diese durch einen äquatorialen Riß der Membran sich öffnet. Die eine Hälfte der Spore wird nämlich wie ein Deckel zurückgeschlagen, und während das Stäbchen mit dem einen Ende noch in der unteren Hälfte der Sporenmembran steckt, hat sich die andere Hälfte kappenförmig an die Längsseite des Stäbchens angelegt. So keimt die Spore also eigentlich polar, obgleich sich die Sporenmembran durch einen äquatorialen Riß öffnet.

Bei der polaren Keimung kommen nun noch zahlreiche kleine Eigentümlichkeiten vor, die teilweise den Akt der Keimung selbst, teilweise aber auch das Verhalten der Sporenmembran betreffen. Bei einigen Arten, z. B. bei Bacillus sessilis KLEIN und bei Bacillus ramosus, wird die Sporenmembran zuweilen an beiden Polen durchbrochen, das Stäbchen tritt also durch zwei Oeffnungen hervor und die Sporenmembran sitzt so lange den Stäbchen auf, bis sie verquillt. Bei Bacillus bipolaris BURCHARD ist dies sogar die Regel (Taf. VI, Fig. 22) und es kommen nur ausnahmsweise Sporen vor, die an nur einem Ende von dem keimenden Stäbchen durchbrochen werden. Bei einem Teil der Arten zieht sich das keimende Stäbchen aus der leeren Sporenhülle hervor und diese bleibt wie eine Haube auf dem Ende des Stäbchens sitzen, ohne dabei ihre Gestalt wesentlich zu ändern (Bacillus Amylobacter VAN TIEGHEM). Bei anderen fällt die Sporenmembran sofort zusammen, wenn sich das Stäbchen etwas vorgezogen hat, wobei oft ein eigentümlich spitzes Hütchen entsteht (Bacillus goniosporus BURCHARD, Fig. 25, Bacillus cylindrosporus BURCHARD, Fig. 26 auf Taf. VI). In anderen Fällen schrumpft sie einfach zusammen, ohne eine charakteristische Form zu zeigen.

Werden die Hüllen dann schließlich abgestreift, so bleiben sie nur bei wenig Arten in der Größe bestehen, welche sie vor dem Austritt des Stäbchens besaßen. Meist schrumpfen sie sehr erheblich zusammen, wenn sie nicht bereits stark verquollen und der Auflösung nahe sind. Oft nehmen sie kaum den vierten Teil der früheren Größe an, wie bei Bacterium Petroselini BURCHARD. Bei Bacillus subtilis dagegen behält auch die abgeworfene Sporenhaut noch lange Zeit ihre frühere Gestalt und Größe, sogar die Verdickung an den Polen bleibt erkennbar.

Diese Verschiedenheiten deuten darauf hin, daß die Sporenmembran nicht bei allen Arten den gleichen Bau zeigt, und in vereinzelten Fällen gelingt es auch, direkt die Unterschiede im Bau der Sporenmembran, wie bereits erwähnt, wahrzunehmen.

Interessant ist auch, daß BURCHARD bei Bacterium Petroselini eine äußere dunklere und eine innere hellere Sporenhaut, die beide nach einander abgeworfen werden, nachweisen konnte, eine Erscheinung, von deren Vorhandensein ich mich bei einer gelegentlichen Nachuntersuchung überzeugen konnte (Taf. VI, Fig. 28).

Bei der polaren Keimung kommt es häufig nicht zu einem Abstreifen der Sporenmembran, bei der äquatorialen dagegen fast immer. Sporen, die äquatorial keimen, sind schon immer an den Polen ziemlich derb und nicht so leicht zum Verquellen geneigt; auch lockert sich das Stäbchen in der Sporenhülle stets weit mehr beim Keimprozeß infolge der Drehung um 90°, die es in der Sporenhülle ausführen muß. Die abgestreifte Hülle ist bei ihnen auch meist noch längere Zeit sichtbar und verquillt in der Regel erst sehr spät.

PRAZMOWSKI erwähnt bei allen Arten, deren Keimung er beobachtete, daß die Sporen kurz vor dem Durchbrechen des Stäbchens hüpfende Bewegungen ausführten, welche die Beobachtung des Keimungsprozesses wesentlich erschweren sollten. Diese Bewegungen können jedenfalls nur auf die BROWN'sche Molekularbewegung zurückgeführt werden, denn kein anderer Forscher vor oder nach ihm hat beim Keimungsprozeß jemals eine Eigenbewegung der Sporen gesehen. Auch würde dies mit unserer gegenwärtigen Kenntnis vom Bau der Bakterien durchaus im Widerspruch stehen, da die Geißeln des jungen Stäbchens, selbst wenn sie, was sehr wenig wahrscheinlich ist, schon in der Sporenhaut gebildet würden, diese doch nicht durchbrechen könnten. Und in anderer Weise als durch Geißelbewegung ließe sich eine Bewegung der Sporen auch nicht gut erklären. Dagegen kommt es allerdings oft sehr bald nach der Keimung zu einer Schwärmbewegung des jungen Stäbchens und dieses schwimmt oft noch mit der Sporenmembran auf dem einen Ende davon.

Es giebt Arten, bei denen die Sporen sehr ungleichmäßig keimen. Man kann bei solchen finden, daß einzelne im Gesichtsfeld liegende Sporen noch nicht sich zur Keimung angeschickt haben, wenn die aus den anderen Sporen hervorgegangenen Stäbchen schon wieder Sporen zu bilden beginnen. Die Sporen haben aber dabei durchaus nicht das Keimungsvermögen verloren, sondern sie keimen sehr oft noch aus, wenn man beispielsweise die entwickelten vegetativen Zustände durch kurzes Erhitzen des Deckgläschens über dem Bunsenbrenner zum Absterben bringt. Man kann sich indessen vielfach dadurch ein besser keimendes Sporenmaterial verschaffen, daß man das Deckgläschen mit der sporenhaltigen Flüssigkeit zunächst über der

Flamme eines Bunsenbrenners gerade nur so weit erhitzt, daß die ersten Bläschen aufsteigen. Dann läßt man rasch erkalten, die Flüssigkeit — am besten destilliertes Wasser — eintrocknen und bringt erst das Nährsubstrat auf, welches im allgemeinen wohl am zweckmäßigsten Agar mit entsprechenden Nährsubstanzen sein dürfte. Nur sehr wenig widerstandsfähige Sporen vertragen diesen Prozeß nicht und gehen bei dem Erhitzen zu Grunde.

Diese Eigenschaft der Sporen, öfters sehr ungleich zu keimen, kann leicht insofern zu Täuschungen Veranlassung geben, als man glauben könnte, die kaum erst entwickelten jungen Sporen seien gleich wieder ausgekeimt, während doch thatsächlich nur Sporen derselben Generation so ungleich gekeimt sind, daß die Nachkommen der einen Spore schon wieder Sporen gebildet haben, während die einer anderen erst zu Stäbchen ausgekeimt sind. Ein solcher Irrtum scheint auch Koch bei seiner ersten Arbeit über den Milzbrand (42, p. 289) untergelaufen zu sein, indem er angiebt: „Später ist es mir auch oft gelungen, in demselben Präparat und in demselben Tropfen Humor aqueus aus den Bacillen die Sporen und sofort aus diesen wieder eine zweite Generation von sporenhaltigen Fäden zu erzielen. Wenn nämlich nur wenige Bacillen in den Tropfen gelangten, hatte sich, wie auch sonst, ungefähr nach 20—24 Stunden die Sporenbildung vollzogen; das Nährmaterial war aber noch nicht verbraucht und einige Stunden später wuchsen die Sporen schon wieder zu Bacillen und diese zu Fäden aus." Gegenwärtig wissen wir, daß eine Sporenbildung erst eintritt, wenn die Bedingungen für die vegetative Vermehrung ungünstig geworden sind und daß ein Auskeimen in demselben Nährsubstrat, in dem sich die Sporen gebildet haben, nicht erfolgen kann. Sehr wohl können aber bei ungleicher Keimung die Nachkommen der einzelnen Sporen sehr verschiedene Entwickelungsstadien erreicht haben. So würde sich diese vereinzelte Beobachtung Koch's deuten lassen.

Zum Schlusse möchte ich noch darauf hinweisen, daß die Beobachtung der Keimung am besten bei höherer Temperatur erfolgt. An heißen Sommertagen ist es nicht notwendig, eine künstliche Erwärmung des Präparates herbeizuführen, die Keimung ist dann in ihren wesentlichen Zügen im Laufe des Tages zu beobachten. Bei kühlerer Witterung ist man jedoch, will man nicht eine unverhältnismäßig lange Zeit einer einzigen Beobachtung opfern, gezwungen, die Temperatur im hängenden Tropfen künstlich zu steigern. Dies geschieht am zweckmäßigsten in der Weise, daß man das ganze Mikroskop mit samt dem Objekt in einen von unten heizbaren, mit Thermometer versehenen Kasten unterbringt, aus dem nur Tubus und Mikrometerschraube hervorragen und in welchen man durch eine seitliche Klappe zur Verschiebung des Präparates an den Objekttisch gelangen kann. Die Temperatur ist dann am besten zwischen 30 und 33° C zu halten.

§ 6. Nachweis der Sporen.

Als das einzige sichere Kriterium der Sporennatur irgend welcher im Innern der Bakterien auftretenden stark lichtbrechender Körper ist die Keimung zu betrachten und deshalb ist auch zum einwandsfreien Nachweis des Vorhandenseins von Sporen bei einem Bakterium stets die Beobachtung des Keimungsprozesses notwendig. Alle an-

deren Merkmale, welche den Sporen zukommen, können im Stich lassen. Die starke Lichtbrechung kommt in ähnlicher Weise noch Plasmabildungen zu, die durchaus nichts mit Sporen zu thun haben, die aber von seiten der Mediziner noch jetzt bei vielen Bakterien als Sporen angesehen werden. Auch die Widerstandsfähigkeit der Sporen gegenüber schädlichen äußeren Einflüssen, insbesondere gegen Hitze, ist ein Merkmal von sehr zweifelhaftem Werte; es giebt Bakterienarten (z. B. Duclaux Tyrothrix), deren vegetative Zustände höhere Temperaturen ertragen, als die Endosporen vieler Bakterien, und außerdem steht es fest, daß die Sporen ein und derselben Art, zu verschiedenen Zeiten untersucht aus zum Teil noch ganz unbekannten Gründen, sehr verschiedene Widerstandsfähigkeit besitzen. Fast noch weniger zuverlässig sind die Merkmale, welche man aus dem Verhalten der Sporen gegenüber Farbstoffen ableitet. Die Sporen nehmen die Farbstoffe bekanntlich außerordentlich schwer auf, geben sie aber ebenso schwer wieder ab. Ganz ähnlich verhielten sich aber gewisse geformte Inhaltsbestandteile mancher sporenfreier Bakterienzellen, die teilweise noch gänzlich unbekannter Natur sind, jedenfalls aber nichts mit Sporen zu thun haben. Sind diese Körner sehr groß, wie das in älteren Kulturen verschiedener Arten vorkommt, so können sie leicht Sporen vortäuschen.

Nichtsdestoweniger wird man bei genauer Untersuchung der morphologischen Verhältnisse, der Widerstandsfähigkeit und der Eigenschaften fraglicher Körper gegenüber Farbstoffen über die Sporennatur meist genügende Aufschlüsse erhalten und eine jedesmalige Keimungsbeobachtung wäre praktisch undurchführbar. Es kommt hier zunächst darauf an, durch eine differenzierte Färbung die Spore scharf gegenüber dem Bakterienkörper abzuheben. Das ist durchaus nicht so einfach, als es nach den Lehrbüchern über bakteriologische Technik und den verschiedentlich veröffentlichten Methoden der Sporenfärbung, die meist nur speciellen Fällen angepaßt sind, zu sein scheint, und man wird öfter verschiedene Methoden anwenden müssen, um zu guten Resultaten zu gelangen.

Die älteste und vielleicht zuverlässigste Vorschrift ist die von Neisser (48) angegebene. Zwar war es bereits Gaffky (28) gelungen, die Sporen einer großen Bakterienart mit der damals für Tuberkelbacillen gebräuchlichen alkalischen Methylenblaulösung blau zu färben, indessen ließ sich diese Methode, wie Versuche an anderen Bakteriensporen zeigten, nicht allgemein verwenden. Die Neisser'sche Vorschrift ist allerdings sehr unbestimmt gehalten. Färbt man sporenhaltige Bakterien mit Anilinwasserfuchsin in der Wärme und wendet wässerige Methylenblaulösung als Nachfärbung an, so erscheinen die Sporen rot, die Stäbchen blau gefärbt. Buchner suchte die Schwierigkeit der Färbung dadurch herabzusetzen, daß er die lufttrockenen Deckgläschen $^1/_2$—1 Stunde einer Temperatur von 210° C im Trockenschranke aussetzte oder sie 1 Stunde bei 120° C im Dampfapparat hielt. Auch die Einwirkung von konzentrierter Schwefelsäure (25 Sekunden lang, dann sorgfältig abspülen) oder von konzentrierter Kalilauge (längere Zeit) brachten den gleichen Effekt hervor. Wurden dann die Präparate am besten mit Methylenblau gefärbt, so färbten sich nur noch die Sporen, während die Stäbchen keine Färbung annahmen.

In ähnlicher Weise gelang es Hueppe (34) dadurch, daß er die

lufttrockenen Präparate bis zu 10mal durch die Flamme eines Bunsenbrenners zog, zu bewirken, daß die Sporen leichter Farbstoff aufnehmen, während allerdings die vegetativen Zellen dabei die Fähigkeit, Farbstoffe aufzunehmen, verlieren.

Die Arbeit von DISSE und TARGUCHI (19) mag hier erwähnt werden, obgleich wahrscheinlich ihren Beobachtungen keine echten Sporen zu Grunde lagen; nach ihren Angaben gelang es, Sporen aus dem Blute syphilitischer Individuen stammend, nach der GRAM'schen Methode zu färben.

ERNST giebt folgende Vorschrift zur Sporenfärbung: die Deckgläschen werden wie gewöhnlich 3mal durch die Flammen gezogen und, so lange sie noch warm sind, starke alkalische Methylenblaulösung auf sie aufgeträufelt. Dann erhitzt man die Deckgläschen über dem Bunsenbrenner, bis leichte Nebel aufsteigen; zum Sieden darf es nicht kommen. Hierauf werden die Deckgläschen abgespült und 1—2 Minuten in Bismarckbraun nachgefärbt. Nach ERNST's eigener Angabe färben sich dabei die fertigen Sporen nur leicht blau, die von ihm als sporogene Körner bezeichneten Gebilde dagegen tief blauschwarz; bei stärkerer Erhitzung färben sich die Sporen immer besser, die sporogenen Körner immer schlechter. Die leichte Blaufärbung, die schon bei einer geringen Erwärmung an den Sporen erzielt wird, ist jedenfalls nur eine geringe Färbung der Membran, zu einer eigentlichen Sporenfärbung reicht die ERNST'sche Methode überhaupt nicht aus (21).

METSCHNIKOFF (46) konnte die Sporen von Pasteuria ramosa mit der für die Färbung der Tuberkelbacillen üblichen Methode färben und NEISSER (49) wendet beim Xerosebacillus ein sehr ähnliches Verfahren an. Auch die LUSTGARTEN'sche Färbung der Syphilisbacillen soll für Sporenfärbung nach NEISSER's Angaben brauchbar sein, dagegen nicht die GRAM'sche Methode. Von HAUSER wurde die NEISSER'sche Methode insofern modifiziert, als er das mit Fuchsinlösung bedeckte Deckgläschen 40—50mal durch die Flamme des Bunsenbrenners bewegt, so daß Dämpfe und kleine Bläschen aufsteigen.

Ein ganz anderes Verfahren schlug MÖLLER (47) ein, um die Schwerfärbbarkeit der Sporen zu überwinden. Von dem Gedanken ausgehend, daß die Sporenmembran infolge ihrer Schwerdurchlässigkeit für Farbstofflösungen das Haupthindernis bei der Sporenfärbung sei, suchte er durch die Anwendung von Macerationsmitteln wie Chlorzinkjod, Chlorwasser, Eau de Javelle und Chromsäure die Membran soweit zu erweichen, daß sie eine leichte Färbung gestattet. Er faßt seine Vorschrift folgendermaßen: „Das lufttrockene Deckglaspräparat wird dreimal durch die Flamme gezogen, oder 2 Minuten in absoluten Alkohol gebracht, sodann 2 Minuten in Chloroform, darauf mit Wasser abgespült, $^1/_2$—2 Minuten in 5-proz. Chromsäure getaucht, wiederum mit Wasser gründlich abgespült, mit Karbolfuchsin betröpfelt und unter einmaligem Aufkochen 60 Sekunden in der Flamme erwärmt; das Karbolfuchsin abgegossen, das Deckgläschen bis zur Entfärbung in 5-proz. Schwefelsäure getaucht und abermals gründlich mit Wasser gewaschen. Dann läßt man 30 Sekunden lang wässerige Lösung von Methylenblau oder Malachitgrün einwirken und spült ab. Es müssen dann die Sporen dunkelrot in schön grünen oder blauen Bakterienkörpern sichtbar sein." MÖLLER macht besonders darauf aufmerksam, daß die Anwendung des Chloroforms unter

Umständen notwendig sei, um Verwechselungen mit Oel oder Fetttröpfchen, die sich mitunter in Bakterien finden und ähnlich wie Sporen färben, notwendig sei. Die Chromsäure hält er für ein Universalmacerationsmittel bei Bakteriensporen, giebt aber doch selbst an, daß sie für manche Sporen zu scharf sei. FOTH (26) benutzt die MÖLLER'sche Methode der vorhergehenden Maceration bei der Sporenfärbung, wendet jedoch an Stelle der Chromsäure Wasserstoffsuperoxyd an.

Einen wieder anderen Weg schlägt FIOCCA (24) ein: Er gießt in eine Schale 20 ccm 10-proz. Ammoniaklösung, setzt 10—20 Tropfen einer alkoholischen Lösung irgend einer der gebräuchlichen Anilinfarben hinzu, erhitzt bis zur Entwickelung von Dämpfen und thut die in gewöhnlicher Weise präparierten Deckgläser hinein. Durchschnittlich nach 3—5 Minuten hat die Färbung der Sporen stattgefunden und nur wenn es sich um sehr widerstandsfähige Sporen, wie die des Milzbrandes, welche bereits die Bacillen verlassen haben, handelt, muß man 10—15 Minuten warten. Hat die Färbung stattgefunden, so schüttet man die Gläschen schnell in die Säurelösung, wäscht sie mit Wasser und färbt sie wieder mit der wässerigen Lösung der Kontrastfarbe.

KINSCHERF (37) und ERNST (22) konnten Sporen nach vorausgegangener Maceration mit 5-proz. Chromsäure auch nach der GRAMschen Methode färben. Sie ziehen daraus den Schluß, daß nicht das Sporenplasma der verschiedenen Bakterienarten sich verschieden verhalte und die Schwerfärbbarkeit in verschiedenem Grade besitze, sondern daß die Sporenmembran die Eigenschaft besitze, Farbstoffe schwer durchzulassen.

Daß diese Ansicht jedoch nicht einer allgemein giltigen Thatsache entspreche, konnte BUNGE bereits nachweisen (11), indem er zeigte, daß auch schon die noch nicht von einer Sporenmembran umgebenen Sporenanlagen sich ebenso verhielten als die fertigen Sporen. Hier muß also die Schwerfärbbarkeit eine Eigentümlichkeit des Sporenplasmas sein.

Der Nachweis von Kernen in Sporen dürfte noch nicht gelungen sein. Der kurzen Mitteilung von HEGLER (30) ist nicht viel zu entnehmen und die Sporenkerne, welche ILKEWICZ bei B. Anthracis gefunden hat — aber nur bei den „großen" Sporen — dürften doch kaum etwas anderes als Kunstprodukte sein.

Wie aus den vorstehenden Angaben hervorgeht, ist es durchaus nicht so einfach, eine gute Färbung der Sporen zu erzielen. Das beweisen schon die vielen Rezepte und Verbesserungsvorschläge. Auch über die Art und Weise wie eine Sporenfärbung erzielt wird und die Ursache der Schwerfärbbarkeit weichen die Ansichten noch sehr von einander ab.

Ich bin der Ueberzeugung, daß die Schwerfärbbarkeit ebenso wie die Widerstandsfähigkeit gegen schädliche äußere Einflüsse Eigenschaften des Sporenplasmas sind und auf dessen Gehalt an wasserfreiem Eiweiß beruhen, daß die Membran aber insofern eine Rolle dabei spielt, als sie die Aufnahme von Wasser in das Sporenplasma erschwert. Lebendes Protoplasma ist im allgemeinen einer Färbung durch Anilinfarbstoffe unzugänglich; dies gilt im Pflanzenreich ganz allgemein. Zellen, deren Plasma Farbstoffe aufnimmt, sind entweder bereits abgestorben oder im Absterben begriffen. Die Anilinfarben

wirken als Gifte auf das Protoplasma und töten es gleichzeitig mit ihrem Eindringen. Farben, die aber nicht giftig auf das Plasma wirken, wie das Kongorot, färben es auch nicht. Bekannt ist auch, daß z. B. Methylenblau zwar durch die Membran und den Plasmabelag in den Zellsaft dringt und diesen intensiv blau färbt, ohne das Plasma und Kern gefärbt werden. Sobald aber — oft erst nach Tagen — die giftige Wirkung des Farbstoffes den Tod der Zelle herbeiführt, wird das Methylenblau vom Plasma und Kern gespeichert und dem Zellsaft entzogen (PFEFFER [55]). Diese Eigentümlichkeit des lebenden Plasmas finden wir überall wieder; bei Lebendfärbungen von Bakterien scheint es nur die Membran zu sein, welche den Farbstoff aufnimmt, jedenfalls findet eine intensive Färbung des Zellinhaltes nur beim Absterben der vegetativen Zelle statt. Ganz ähnlich liegen nun auch die Verhältnisse bei den Sporen. So lange das Plasma der Spore lebt, färbt es sich nicht, sondern höchstens die Membran nimmt eine gewisse Färbung an, die aber nicht beständig ist, sondern sich leicht wieder entziehen läßt. Erst wenn das Sporenplasma getötet ist, nimmt es die intensive Färbung an, die sich nachträglich nur sehr schwierig wieder entziehen läßt. Alle Mittel also, welche das Absterben der Spore bewirken, erleichtern auch die Färbbarkeit, und nicht die Auflockerung der Membran, sondern der Tod der Spore ermöglicht die Färbung. Die Schwierigkeit, die Spore zu töten, hängt wieder mit der Beschaffenheit des Sporenplasmas als wasserfreies Eiweiß zusammen.

Ich kann deshalb als die einfachste Methode der Sporenfärbung die NEISSER'sche bezeichnen, bei welcher man stets ausgezeichnete Resultate erhält, wenn man nur die Erhitzung so weit treibt, daß die Sporen dabei vernichtet werden. Dann sind alle Macerations- und Beizmittel überflüssig. Wenn man auf ein in gewöhnlicher Weise hergestelltes und fixiertes Deckglaspräparat frisch bereitetes Anilinwasserfuchsin tropft, bis es von einer gewölbten Flüssigkeitsschicht bedeckt ist, über dem Bunsenbrenner bis beinahe zum Trocknen einkocht, noch ein- oder zweimal denselben Prozeß wiederholt, dann abspült mit 5-proz. Schwefelsäure und Alkohol entfärbt und mit verdünnter wässeriger Methylenblaulösung nachfärbt, so wird man bei echten Sporen kaum jemals Fehlresultate haben. Die Methode ist absolut zuverlässig, nur muß man darauf achten, daß die Flüssigkeit auf dem Deckgläschen gründlich kocht und dann auf dem Deckgläschen erkaltet.

Uebrigens zeigen sich nicht nur die Sporen verschiedener Arten, sondern auch verschiedene Formen einer Art sehr ungleich widerstandsfähig gegen die Färbung; oft genügt ein einmaliges gründliches Kochen, sicher aber ein dreimaliges jedesmal bis nahe zur Trockne, nur muß man zwischen jedem Verdampfen die Farbflüssigkeit erkalten lassen.

Für die Eigenschaft der gefärbten Sporen, den einmal aufgenommenen Farbstoff so schwer wieder abzugeben, hat man, ebenso wenig wie bei den Tuberkelbacillen, eine durchaus einwandsfreie Erklärung. Wahrscheinlich ist auch hier die Wasserfreiheit der Eiweißkörper die Ursache, die sich dem Angriff von Entfärbungsmitteln hindernd in den Weg stellt.

Ich will noch erwähnen, daß das Plasma zerquetschter Sporen sich der Färbung und Entfärbung gegenüber fast ebenso verhält, wie unverletzte Sporen, daß also der Einfluß der Membran auf die Schwer-

färbbarkeit und Schwerentfärbbarkeit nicht sehr bedeutend sein kann. Der Versuch läßt sich sehr leicht mit jedem reinen Sporenmaterial anstellen, wenn man dasselbe zunächst ohne Wasser zwischen Deckgläschen und Objektträger gründlich quetscht und zerreibt.

§ 7. Die Gonidienbildung.

Bei der am höchsten entwickelten Gruppe der Bakterien, den Chlamydobacteriaceen, scheint eine Endosporenbildung vollkommen zu fehlen, dagegen kommt eine Form der Fortpflanzung vor, die zwar bei den einzelnen Gattungen sehr verschieden entwickelt ist, doch aber allgemein an die Abschnürung von Gonidien bei den Pilzen erinnert und offenbar physiologisch dieselbe Bedeutung hat.

Als allgemeines Charakteristicum der Bakteriengonidien kann man ihre Ablösung von dem Mutterfaden zum Zweck der Vermehrung der Individuen ansehen; sie stellen keine Dauerformen dar, sondern wachsen auf demselben Nährboden resp. in derselben Flüssigkeit in der Regel schon nach kurzer Zeit zu neuen Zellfäden aus. Sie unterscheiden sich von den Endosporen sowohl dadurch, daß sie nicht im Innern von vegetativen Zellen gebildet werden, als auch dadurch, daß sie keinen mit Abstreifung oder überhaupt Abhebung einer distinkten Sporenmembran verbundenen Keimungsprozeß durchmachen und wie erwähnt, nicht als Dauerzellen zu betrachten sind.

Im einzelnen ist ihre Entstehung und ihr Auswachsen zu neuen Zellfäden bei den verschiedenen Gattungen sehr ungleich. Am einfachsten ist die Entwickelung bei Streptothrix. Hier werden einfach vegetative Zellen, die sich vielleicht etwas abgerundet haben, aus der Scheide hervorgepreßt, passiv vom Wasser fortgeschwemmt, oder an dem Ende des Fadens, oft zu kleinen Knäueln verklebt, abgelagert. Wahrscheinlich sind sie schon, wenn sie aus der Scheide austreten, von einem starken klebrigen Schleim eingehüllt, denn sie zeigen überall die Tendenz, haften zu bleiben. Dieser Schleim quillt nun noch stärker auf, wenn sich die Gonidien frei in der Flüssigkeit befinden und man bemerkt stets an ihnen nach einiger Zeit, wenn sie irgendwo festgeklebt sind, eine Schleimansammlung, an welcher kleine Körnchen u. s. w. festkleben. Diese Schleimabsonderung oder vielmehr das Aufquellen des schon aus der Scheide mitgebrachten Schleimes ist bei der weiteren Entwickelung der Gonidie zum Zellfaden nur an der Basis zu bemerken; er vermittelt jedenfalls ausschließlich das Anhaften der Fäden. Bei der weiteren, meist sehr bald erfolgenden Entwickelung der Gonidie beobachtet man nur, daß sich dieselbe streckt und zu einem scheinbar ungeteilten, anfangs sehr dünnen Faden heranwächst, in dem sich aber bei Anwendung von Reagentien schon Scheidewände sichtbar machen lassen. Später nimmt auch der Faden langsam in der Dicke zu, doch erfolgt dies so langsam und unmerklich, daß man nur durch sehr genaue Messungen in langen Zeiträumen ein richtiges Bild davon erhält. Eine aktive Bewegung der Gonidien in irgend einem Stadium kommt bei Streptothrix nicht vor. Ich habe nur bei einer Art (Str. fluitans) die Entwickelung der Gonidien näher untersucht und es mögen bei den vermutlich zahlreichen Arten dieser Gattung, die noch sehr unbekannt sind, verschiedene Abweichungen von dem eben geschilderten Vorgange existieren. Wahrscheinlich sind auch manche Arten früher mit Cladothrix verwechselt worden und es ist mir wahrscheinlich, daß auch

manche zu der Algengattung Leptothrix gestellte Arten hier hergehören.

Ueber die Gattung Tiothrix fehlen mir eigene Untersuchungen und ich folge daher den Angaben WINOGRADSKY's, die an Genauigkeit nichts zu wünschen übrig lassen (70). In den einfachsten Fällen erscheint am Ende eines Fadens ein 8—9 μ langes Stück abgegliedert, aber noch durch die unsichtbare Scheide mit dem Faden verbunden. Dieses Stück zeigt nun aktive Bewegung. „Zunächst ist es nur ein kaum merkliches Zittern, das dem ganzen Faden sich mitteilt; dann beginnt das Stäbchen langsam zu schwanken, indem es sich bald unter einem rechten Winkel zu dem Faden stellt, bald sich dem Faden anlegt u. s. w. Die Bewegungen sind im ganzen sehr träge und wechseln mit ziemlich langen Ruhepausen ab." Dann hört das Fadenende mit dem Stäbchen auf frei zu flottieren und heftet sich dem Glase an. Das Stäbchen beginnt dann auf dem Glase zu kriechen, wobei es den Mutterfaden ausreckt oder biegt, bis er von dem Stäbchen abreißt und zurückschnellt. Das abgerissene Stäbchen kriecht auf dem Glase sehr langsam und träge weiter: „bald schiebt es sich dem Glase flach angedrückt vor, bald stellt es sich senkrecht, legt sich an, hebt wieder das andere Ende ab u. s. w." Seine Beweglichkeit dauert 1—3 Stunden und während dieser Zeit legt es eine Strecke von 50—100 μ zurück. Schließlich kommt es zur Ruhe und wächst zu einem Faden aus. Es sondert dabei an dem festsitzenden Ende ein Schleimpolster ab, welches allmählich größer wird und bei ausgewachsenen Fäden den Querdurchmesser des Fadens etwa zweimal übertrifft, anfangs ist es scharf konturiert, rundlich hyalin, im Alter unregelmäßig lappig, wie zerflossen. Das Stäbchen hat sich senkrecht oder in schiefem Winkel zum Deckgläschen festgesetzt und zeigt beim Auswachsen eine scharfe Krümmung, die so stark wird, daß das freie Ende in einem rechten Winkel zu dem festsitzenden steht.

Wenn die Gonidienbildung bei schon sehr lang gewordenen Fäden eintritt, so verläuft sie insofern etwas anders, als sich dann gewöhnlich mehrere Glieder gleichzeitig innerhalb der Scheide aus ihrem Verbande trennen. Die Stäbchen sind dann meist länger (15 bis 40 μ) und bestehen wahrscheinlich aus 2—4 Zellen. Der ganze aufgelockerte Endteil des Fadens — oft bis 15 vorgebildete Stäbchen — setzt sich dann gleichzeitig am Glase fest und wird beweglich. „Die einzelnen Stäbchen rücken hin und her und ändern fortwährend ihre Gruppierung." Schließlich löst sich die ganze Stäbchenkette in der oben beschriebenen Weise vom Mutterfaden ab, jedes Stäbchen bewegt sich nun selbständig und sucht sich aus der Kette zu lösen. Sobald das geschehen ist, kriechen die Stäbchen auseinander, setzen sich bald fest und wachsen zu neuen Fäden aus. Hier zeigen also die Gonidien im Gegensatz zu denen der Gattung Streptothrix ein aktives Bewegungsvermögen, was den Fäden von Tiothrix vollkommen abgeht.

Wieder anders verläuft der Vorgang der Gonidienbildung bei Cladothrix. Ich möchte annehmen, daß es bei dieser Gattung zur Bildung von zweierlei Gonidien kommt, beweglichen und unbeweglichen, oder daß ein Teil der Arten — was man unter Cladothrix dichotoma resp. Sphaerotilus dichotomus zusammenfaßt, ist eine Sammelspecies — bewegliche, ein anderer unbewegliche Gonidien bildet. Bei der Art, welche gewöhnlich unter dem Namen Cladothrix

dichotoma bezeichnet wird, sind die Gonidien beweglich und zwar durch Geißelbüschel, die zuerst FISCHER (25) nachgewiesen hat und später auch von mir beobachtet worden sind. Auch BÜSGEN (10) hat die Zoogonidien[1]) dieser Art genauer beobachtet und wir können daher dessen Angaben folgen. Die Bildung derselben erfolgt an den Fadenenden und diese sind, so weit sie sich zur Schwärmerbildung anschicken, scheidenlos, wahrscheinlich weil sich die Scheide an dieser Stelle durch Verquellung aufgelöst hat oder weil die Stäbchenreihe durch Wachstumsprozesse aus der Scheide hervorgepreßt worden ist. „Eine Kette mehrerer solcher freien Stäbchen oder ein einzelnes terminales gerät dabei in schwingende Bewegung, welche zeitweise so rasch werden kann, daß man anstatt des Stäbchens selbst nur einen Wirbel wahrnimmt." Schließlich reißt die Kette ab und zerfällt bald in einzelne Stäbchen. Diese schwärmen eine zeitlang umher und setzen sich schließlich irgendwo fest, ohne jedoch zunächst zur Ruhe zu kommen. Denn wenn auch das eine Ende an dem betreffenden Substrat festgeheftet ist, so schlägt doch das andere Ende noch längere Zeit hin und her, legt sich dem Deckgläschen an oder steht senkrecht von diesem ab oder endlich führt Kreisbewegungen aus. Mitunter rutscht das Stäbchen auch auf dem Substrat umher oder es reißt sich los, schwimmt davon und heftet sich an einer anderen Stelle an, um schließlich zur Ruhe zu kommen und zu Fäden auszuwachsen. Die Zoogonidien von Cladothrix sind nach BÜSGEN stets stäbchenförmige Zellen (auch ich habe nur Stäbchen beobachtet), niemals kokkenförmig, wie ZOPF (72, p. 11) angiebt.

Neben diesen Zoogonidien kommen, wie es scheint, noch Bildungen anderer Art vor, die ebenfalls als Vermehrungsvorgänge aufzufassen sind, aber in ihrem Wesen noch manches Rätselhafte bieten. Mitunter bilden sich Anschwellungen in den Scheiden, welche mit stäbchenförmigen, an einander vorbeigewachsenen Gliedern dicht erfüllt sind und beim Aufreißen der Scheide zur Entstehung von ganzen Fadenbüscheln Veranlassung geben können (BÜSGEN, p. 150). Man kann dies allerdings als einen nur zufälligen rein vegetativen Vorgang auffassen, der nur durch einen unverhältnismäßig starken Widerstand der Scheide bei gleichzeitig reichlicher Zellvermehrung entstanden ist. Außerdem kommt es aber häufig zum Austritt unbeweglicher, vom Wasser passiv fortgeführter Gonidien aus der Scheide, wie schon ZOPF beobachtete. Ich habe solche unbewegliche Gonidien wiederholt beobachtet, kann aber nicht mit Sicherheit angeben, ob sie derselben Art entstammen wie die beweglichen. Dieselben wachsen ganz in derselben Weise zu Fäden aus, wie die Gonidien von Streptothrix.

Bei Crenothrix zeigt sich die Gonidienbildung wieder nach einer ganz anderen Richtung hin entwickelt. Während die vegetativen Teilungen bei ihr ausschließlich senkrecht zur Längsachse des Fadens verlaufen, teilen sich die zur Gonidienbildung sich anschickenden Zellen oft nach allen drei Richtungen des Raumes. Diese weitgehende Differenzierung findet allerdings nicht in allen Fäden statt. Vielfach

1) Ich gebrauche diesen Ausdruck absichtlich, obgleich die Entstehungsweise derselben wesentlich von der der Algen-Zoogonidien abweicht; als schwärmende Gonidien haben sie aber auf den Namen Zoogonidien Anspruch.

runden sich die Zellen innerhalb der Scheide nur ab und verlassen dann ohne weitere Teilungen als unbewegliche Gonidien die Scheide. Ob in dieser Verschiedenheit der Bildung der Gonidien auch eine Verschiedenheit ihres Wesens liegt und wie COHN (16) annahm Makro- und Mikrogonidien zu unterscheiden sind, oder ob diese Verhältnisse nur einfach mit der jeweiligen Stärke des Fadens zusammenhängen, was ich für wahrscheinlich halte, ist unbekannt. Bei den Fäden, bei denen sich die Gonidien durch Teilung der vegetativen Zellen nach 3 Richtungen des Raumes entwickeln, runden sich die Teilungsprodukte ebenfalls ab und verlassen ganz in derselben Weise wie die „Makrogonidien", von denen sie sich nur durch geringere Größe unterscheiden, die Scheide. Die Crenothrixgonidien sind sämtlich völlig unbeweglich und werden vom Wasser passiv fortgeführt, heften sich an irgend einem Substrat, oft an der entleerten Scheide des Mutterfadens an und wachsen zu neuen Fäden aus.

Noch weiter durchgeführt ist die Teilung bei der Gonidienbildung in der Gattung Phragmidiothrix, welche überhaupt mit Crenothrix so nahe verwandt ist, daß man darüber im Zweifel sein könnte, ob sie nicht besser mit ihr zu vereinigen wäre. Auch hier ist die ursprüngliche Zellteilung ausschließlich eine zur Längsrichtung des Fadens senkrechte. Aber vor der Gonidienbildung beginnt eine sehr ausgiebige Teilung nach drei Richtungen des Raumes. Die ursprünglich kurz cylindrischen Zellen des Fadens teilen sich in flache Scheiben und diese werden weiter durch radiale und tangentiale Teilungen in kleine würfelförmige Zellen zerlegt, die ihrerseits wieder zu charakteristischen sarcineartigen Paketen vereinigt sind. Schließlich runden sich die einzelnen Zellen mehr und mehr ab, werden frei und verlassen die Scheide, ohne aktive Bewegung zu zeigen. Vielleicht kommt es bei reifen Gonidien, welche noch nicht die Scheide verlassen haben, zuweilen zum Auswachsen von neuen Fäden unter Durchbrechung der Mutterscheide, so daß sich eine Art Astbildung entwickelt. Vielleicht sind aber diese Aeste, welche man an älteren Fäden von Phragmidiothrix beobachtet hat, nichts weiter als epiphitische Bildungen, welche entweder zu Streptothrix oder zu Phragmidiothrix selbst gehören, aber dadurch entstanden sind, daß Gonidien passiv vom Wasser an die Stelle geführt und festgeklebt sind, um sich zu neuen Fäden zu entwickeln. Ein eigentliches Auswachsen der Gonidien ist bisher noch nicht beobachtet worden und die Beobachtungen über diese Gattung sind bisher überhaupt sehr spärlich. (ENGLER 23, HANSGIRG 29).

Zum Schluß sei noch erwähnt, daß Beggiatoa nach ZOPF's Angaben (74) unter Umständen ebenfalls bewegliche schwärmende Gonidien bildet. Sollte sich diese Beobachtung auf eine echte Beggiatoa beziehen und sich der Vorgang auch noch bei anderen Arten nachweisen lassen, so würde diese sonst den Schizophyceen entschieden näher stehende Gattung sich den Bakterien in dieser Hinsicht enger anschließen. Ich halte jedoch die Möglichkeit nicht für ausgeschlossen, daß es sich um einen Organismus handelt, der besser einer eigenen Gattung überwiesen wird, da WINOGRADSKY's Beobachtungen wenigstens bei den weißen Beggiatoen das Vorkommen von Schwärmern als sehr unwahrscheinlich erscheinen lassen.

§ 7. Bedeutung der Sporen für die Systematik.

Wenn wir von dem Bestreben, ein System der Bakterien auf die Art der Fortpflanzung aufzubauen, ausgehen würden, so müßte man die Bakterien notgedrungen in drei große Gruppen einteilen:

I. Endosporen bildende,
II. Gonidien bildende,
III. Bakterien ohne Endosporen und Gonidien.

Es würden dann in der ersten Gruppe Arten der Gattung Micrococcus, Sarcina, Bacterium, Bacillus, Pseudomonas, Spirillum vorkommen, ebenso wie in der letzten Gruppe. Offenbar morphologisch scharf umschriebene Gattungen müßten zerrissen und in zwei verschiedene Gruppen untergebracht werden. Dagegen sprechen sehr viele Gründe.

Die Art der Fortpflanzung ist selbst bei sehr nahe verwandten Organismen in den untersten Pflanzen- und Tiergattungen eine außerordentlich verschiedene. Ich brauche hier nur an die Volvocineen, an Oedogonium, an die Saprolegnieen zu erinnern. Dennoch würde man bloß wegen der Verschiedenheit in der Fortpflanzung die betreffenden Organismen, die morphologisch zusammengehören, nicht auseinanderreißen. Das Bestreben, die natürliche Verwandtschaft der Organismen nach einem Gesichtspunkte regeln zu wollen, würde hier wie überall zu einem unnatürlichen System führen. Das Gleiche gilt auch von den Bakterien; ein Spirillum, welches Sporen bildet, nur deshalb von einem anderen trennen zu wollen, weil man bei letzterem noch keine Sporenbildung beobachtet hat, obgleich es sich sonst ganz ähnlich gebaut zeigt wie das sporenbildende, wäre durchaus unnatürlich.

Die Sporenbildung ist ferner erst bei verhältnismäßig sehr wenigen Bakterien beobachtet worden. Daß sie aber viel allgemeiner, namentlich unter den Stäbchenbakterien, verbreitet ist, als von seiten der Bakteriologen gewöhnlich angenommen wird, ist mit Sicherheit anzunehmen. Wir benutzen zur Kultur der Bakterien Nährböden, die ihnen in der freien Natur in dieser Zusammensetzung niemals geboten werden; wir schließen den Kampf ums Dasein der verschiedenen Arten durch die Reinkulturen aus; wir bewirken eine Massenanhäufung von Individuen einer Art, wie sie in der Natur ebenfalls nur äußerst selten vorkommen dürfte; wir zwingen sie fortwährend, unter denselben Verhältnissen zu leben, soweit sie dieselben nicht durch ihre eigene Lebensthätigkeit verändern, während in der freien Natur ein fortwährender Wechsel in den Lebensbedingungen die Regel ist. Die Folge davon ist, daß auch diejenigen Arten, welche anfangs auf den künstlichen Nährböden gut Sporen bilden, diese Fähigkeit bei fortgesetzter Züchtung mehr und mehr einbüßen. Man erhält so, wie dies beim Milzbrand gar nicht selten ist, Kulturformen, bei welchen die Sporenbildung stark reduziert oder selbst ganz unterdrückt ist. Wie viele Arten mag es aber geben, die auf diesen künstlichen Nährböden überhaupt keine Sporen bilden, während sie die Fähigkeit dazu unter natürlichen Verhältnissen sehr wohl besitzen? Jedenfalls sehr viele, und ich gehe sogar soweit, anzunehmen, daß die weitaus meisten Arten der Stäbchenbakterien unter geeigneten Bedingungen Sporen zu bilden imstande sind. Es mag Arten geben, welche das Vermögen Sporen bilden zu können, verloren haben; eine solche regressive Metamorphose beobachten wir an Milzbrandbakterien,

welche durch lange Kultur auf künstlichen Nährböden im Begriff stehen, ihre Sporenbildung zu verlieren. Da bilden sich noch solche sporenartige Körnchen im Innern der vegetativen Zellen, die aber nicht mehr ausreifen und nicht keimfähig sind.

Bei Gelegenheit einer Untersuchung über die Sporenbildung des Organismus der blauen Milch habe ich Beobachtungen gemacht, die mich zu der oben ausgesprochenen Annahme führten. Foth (26, p. 278) giebt an, daß er in Gelatinekulturen vergeblich nach Sporen bei dem Organismus der blauen Milch gesucht habe, daß er aber bei 37° C sehr schöne Sporen auf zähem Althäaschleim erzielen konnte. Da ich ebenfalls weder auf Agar noch in Gelatine Sporen bei den verschiedensten Formen dieser Art finden konnte, versuchte ich ebenfalls Althäaschleim und zu meiner Ueberraschung mit vorzüglichem Erfolge. Schon am zweiten Tage hatten sich bei einigen Bakterien Sporen gebildet, am fünften Tage enthielten sämtliche Stäbchen Sporen. Nun versuchte ich bei einer großen Anzahl fluorescierender Arten, die auf den gewöhnlichen Nährböden keine Sporen gebildet hatten, die Sporenbildung auf Althäaschleim zu erreichen, bei einigen mit sehr gutem Erfolge, andere blieben dagegen frei von Sporen. Ich versuchte dann Quittenschleim und der Erfolg war noch ein weit überraschenderer; die meisten der fluorescierenden Bakterien bildeten prachtvolle Sporen. Aber ebenso überraschend war, daß manche von den Arten, die auf Althäaschleim Sporen gebildet hatten, dies nicht auf Quittenschleim thaten und umgekehrt. Ebenso versuchte ich die Sporenbildung bei anderen Arten (nichtfluorescierenden), bei denen Sporenbildung nicht bekannt war, ebenfalls, wenigstens bei einigen mit Erfolg anzuwenden. Erwähnen will ich noch, daß ich bei vielen der fluorescierenden Bakterien, die auf Quittenschleim ausgezeichnete Sporen bildeten, Heuaufguß, Bierwürze, Abkochungen von Kraut, Rüben, Obst etc. ohne jeglichen Erfolg versucht habe. Da die diesbezüglichen Versuche noch nicht abgeschlossen sind und jedenfalls eine längere Zeit in Anspruch nehmen werden, so müssen diese Angaben einstweilen genügen. Es lag mir nur daran, nachzuweisen, daß durch Veränderung der Lebensbedingungen der Nachweis von Sporenbildung noch bei sehr vielen anderen Stäbchenbakterien erbracht werden kann.

Selbst wenn sich meine Annahme, daß die Sporenbildung ein den Stäbchenbakterien allgemein zukommender Prozeß sei, nicht in vollem Umfange bestätigen sollte, was ich natürlich durchaus nicht als unmöglich bezeichnen will, so zeigt doch die oben erwähnte Beobachtung, daß uns die Bedingungen der Sporenbildung noch sehr wenig bekannt sind, und daß sich wahrscheinlich bei immer mehr Bakterien die Sporenbildung wird beobachten lassen, je mehr wir uns durch Variierung der Lebensbedingungen denen nähern, unter denen die Bakterien in der freien Natur leben. Es kann nicht oft genug betont werden, daß unsere künstlichen Reinkulturen den Bakterien unnatürliche Bedingungen gewähren und daß infolgedessen sich auch der Lebensprozeß und Entwickelungsgang nicht immer in der natürlichen Weise abspielen wird. Ich möchte deshalb auch auf Grund dieser Verhältnisse eine Trennung der Stäbchenbakterien in verschiedene Gattungen, je nachdem bei ihnen Sporenbildung bekannt oder

nicht bekannt ist, als unnatürlich und unzweckmäßig bezeichnen.

Zu diesen beiden Gründen, die mich hauptsächlich bestimmen, die Einteilung der Stäbchenbakterien nach der Sporenbildung aufzugeben, kommen noch einige von untergeordneter Bedeutung. Einmal giebt es Arten, bei denen die Sporenbildung auch auf den künstlichen Nährböden in der Regel zur Beobachtung kommt, die aber durch gewisse unnatürliche Lebensbedingungen die Fähigkeit Sporen zu bilden dauernd verlieren können (B. anthracis). Es würde dann die sporenbildende Form derselben Art nach dem gewöhnlichen Gebrauch dieser Namen als Bacillus, die asporogene als Bakterium zu gelten haben. Denn es sind gerade bei Bacterium anthracis solche Formen bekannt, die zwar ihre Virulenz noch besitzen, aber durch keinerlei Mittel wieder zur Sporenbildung gebracht werden können. Es ist uns aber völlig unbekannt, ob sich ähnliche Veränderungen bezüglich der Fähigkeit Sporen zu bilden, nicht auch außerhalb des bakteriogischen Laboratoriums vollziehen und ob nicht so viele sporenbildende Arten sporenlose Parallelformen besitzen, welche ihr Sporenbildungsvermögen vor kürzerer oder längerer Zeit eingebüßt haben.

Ferner ist die Sporenbildung bei den Bakterien überhaupt nicht in dem Sinne als ein Fortpflanzungsprozeß zu bezeichnen, wie bei den höher entwickelten Pflanzen und sie hat deshalb auch nicht denselben Wert in systematischer Beziehung zu beanspruchen. Bei den Bakterien bildet sich der ganze Zellinhalt zur Spore um, die ganze Pflanze tritt gewissermaßen in diesen Zustand der Ruhe, um bessere Zeiten abzuwarten. Es ist weder eine Vermehrung mit der Sporenbildung verbunden, noch die Anlage besonderer Fortpflanzungsorgane neben und an den vegetativen Teilen, sondern der ganze lebende vegetative Teil der Pflanze wird zur Spore. Wenn man auch in dieser Form der Fortpflanzung nichts prinzipiell Verschiedenes zu sehen braucht, so ist sie doch graduell sehr verschieden von der höherer Pflanzen und in demselben Maße als sie sich einfacher und weniger entwickelt zeigt, nimmt auch ihre Bedeutung für die Unterscheidung der Gattungen oder Gruppen ab. Bei den Bakterien hat die Fortpflanzung bereits einen so abweichenden Charakter angenommen, daß sie in systematischer Hinsicht nicht mehr dieselbe Bedeutung beanspruchen kann, wie selbst bei den nächstverwandten niederen Pflanzen, den Spaltalgen, bei denen neben den Fortpflanzungszellen doch noch immer vegetative niemals zu Sporen sich umbildende Zellen vorhanden sind.

Ganz anders verhält es sich mit der Gonidienbildung. Bei den Sporen stellt sich uns im großen und ganzen nur ein Typus dar, in dessen Bildung wohl Verschiedenheiten vorkommen, der aber doch durchweg ein einheitliches Gepräge trägt. Die Gonidienbildung zeigt aber bei den Gattungen der Chlamydobakterien große Verschiedenheiten und Abstufungen von den einfachsten, den Wert losgelöster vegetativer Zellen kaum überschreitenden Formen bis zu relativ hoch entwickelten, an die Gonidien mancher Pilze erinnernde Bildungen. Deshalb sind sie weit besser geeignet, die Gattungen zu charakterisieren, zumal die Unterschiede nicht darauf basiert sind, daß sie den einen fehlen und bei den anderen vorkommen, sondern daß sie bei allen vorkommen, aber verschiedene Entwickelung zeigen. Das Fehlen eines Merkmals

ist bekanntlich in systematischer Beziehung recht oft von zweifelhaftem Werte.

Lassen sich nun auch meiner Ueberzeugung nach die Sporen nicht gut zur Unterscheidung von Gattungen benützen, so sind sie doch zur Unterscheidung der Arten das beste und zuverlässigste Merkmal, welches wir besitzen. Nicht in dem Sinne, als ob innerhalb jeder Gattung zwischen sporenbildenden und nicht sporenbildenden Arten zu unterscheiden wäre — ein solcher Unterschied ist praktisch zunächst zweckmäßig und wird auch im systematischen Teil durchgeführt werden, würde aber aus den oben angeführten Gründen einer natürlichen Anordnung nicht entsprechen — sondern in dem Sinne, daß die bei der Bildung und Keimung der Sporen jeder Art hervortretenden Eigentümlichkeiten in den Vordergrund der Artumgrenzung gestellt werden. Diese Eigentümlichkeiten sind nicht nur außerordentlich beständig, sondern bei den meisten Arten auch so ausgeprägt, daß sie die Art sicher wieder erkennen lassen und die Unterscheidung von nahe verwandten Arten ohne Berücksichtigung der in ihrem Werte stets zweifelhaften biologischen Merkmale ermöglichen.

Bei der Bildung der Sporen sind folgende Verschiedenheiten von allgemeinerer Bedeutung zu beachten: Bilden sich die Sporen bei beweglichen Arten in ruhenden oder schwärmenden Zellen? Wachsen die vegetativen Zellen vor der Sporenbildung zu langen, anfangs scheinbar ungegliederten Fäden aus oder bleiben sie einzeln oder nur zu kurzen, lose vereinigten Verbänden angeordnet? Findet eine Anschwellung der vegetativen Zellen bei der Sporenbildung statt oder nicht? Tritt vor der Sporenbildung eine Granulierung des Plasmas ein oder bleibt dieses klar? Bildet sich die Spore in der Mitte oder am Ende der Zelle, oder ist ihre Lage unregelmäßig? Wird bei der Sporenbildung das gesamte Plasma verwendet, oder bleibt ein Rest in Form von Körnchen oder in anderer Gestalt übrig? Ist die Spore selbst rund oder eiförmig oder länglich-cylindrisch, ist sie farblos oder zeigt sie eine grüne oder rötliche Färbung? Zerfallen die umgebenden Membranen der Mutterzellen rasch oder bleiben sie noch lange erhalten?

Bei der Sporenkeimung sind hauptsächlich folgende Eigentümlichkeiten ins Auge zu fassen: Kommt es zur Abhebung einer deutlichen Sporenmembran oder entwickelt sich das Stäbchen, scheinbar ohne eine Sporenhülle zu durchbrechen, aus der Spore? Tritt im ersteren Falle das Stäbchen an einem oder beiden Polen, am Aequator oder an einem Punkt zwischen Pol und Aequator der Spore hervor? Wird die Sporenmembran nach kürzerer oder längerer Zeit abgeworfen oder bleibt sie haften und verschleimt allmählich? Ist die abgeworfene Sporenmembran derb und behält sie ihre Form, oder ist sie zart und fällt zusammen oder zeigt sie sonst Eigentümlichkeiten?

Zu diesen angeführten Verschiedenheiten allgemeinerer Natur kommen nun noch zahlreiche Eigentümlichkeiten, die für die eine oder andere Art charakteristisch sind, ferner auch noch Verschiedenheiten, die sich auf die physiologischen Verhältnisse bei der Keimung und Bildung der Sporen beziehen.

Litteratur.

1) *Archiv für experimentelle Pathologie und Pharmakologie Bd. XXI p.* 309.
2) **de Bary**, *Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bakterien*, 1884.
3) — — *Vorlesungen über Bakterien. II. Aufl.* 1887.
4) **Behring**, *Beiträge zur Aetiologie des Milzbrandes, II. Ueber einige Bedingungen der Milzbrandsporenbildung, Zeitschr. f. Hygiene Bd. VI* 1889 *p.* 124.
5) — — *Beiträge zur Aetiologie des Milzbrandes, VI. Ueber asporogenen Milzbrand, Zeitschrift f. Hygiene Bd. VII* 1889 *p.* 169.
6) **Brefeld**, *Botanische Studien über Schimmelpilze Bd. IV* 1881 *p.* 51.
7) **Buchner**, *Ueber die vermeintlichen Sporen des Typhusbacillus, Centralbl. f. Bakt. Bd. IV* 1888 *p.* 353, 385.
8) — — *Ueber die Ursache der Sporenbildung beim Milzbrandbacillus.*
9) — — *Aerztliches Intelligenzblatt* 1884 *No.* 33.
10) **Büsgen**, *Kulturversuche mit Cladothrix dichotoma, Berichte d. Deutschen bot. Gesellsch Bd. XII* 1894 *p.* 147.
11) **Bunge**, *Ueber Sporenbildung bei Bakterien, Fortschritte der Medizin Bd. XIII No.* 20 (1895).
12) **Chamberland** *und* **Roux** *in Comptes rend. Acad. d. sc.* 1883 *p.* 1090.
13) **Cheshire** *and* **Cheyne**, *The pathogenic history and history under cultivation of a new Bacillus (B. alvei) the cause of a Disease of the hive bee hithertoo known as foul brood. (Journal of the R. Microsc. Society* 1885, *August, p.* 581.)
14) **Cohn**, *Untersuchungen über Bakterien, Beiträge zur Biologie der Pflanzen I, Heft* 2. (1872) *p.* 127.
15) — — *Untersuchungen über Bakterien IV, Beiträge zur Biologie der Bacillen, Beiträge zur Biologie der Pflanzen Bd. II* 1876 *Heft* 2 *p.* 249.
16) — — *Ueber den Brunnenfaden (Crenothrix polyspora), Beiträge zur Biologie der Pflanzen Bd. I Heft* 1, 1870.
17) **Cramer**, *Die Ursache der Resistenz der Sporen gegen trockene Hitze, Archiv f. Hygiene Bd XIII* 1891 *No.* 1.
18) **Dujardin**, *Histoire naturelle des Zoophytes infusoires, comprenant la physiologie et la classification, Paris* 1841.
19) **Disse** *und* **Targucki**, *Deutsche med. Wochenschr.* 1885.
20) **Ernst**, *Ueber den Bacillus xerosis und seine Sporenbildung, Zeitschr. f. Hygiene Bd. IV* 1888 *p.* 25.
21) — — *Ueber Kern- und Sporenbildung bei den Bakterien, Zeitschr. f. Hyiene Bd. V.*
22) — — *Färbungsversuche an Sporen mit Hilfe der Maceration, Centralbl. f. Bakt. Bd. XVI* 1894 *p.* 182.
23) **Engler**, *Ueber die Pilzvegetation des weifsen oder toten Grundes in der Kieler Bucht, Kiel* 1883.
24) **Fiocca**, *Ueber eine neue Methode der Sporenfärbung, Centralbl. f. Bakt. Bd. XIV* 1893 *p.* 8.
25) **Fischer**, *Untersuchungen über Bakterien, Pringsheim's Jahrbücher Bd. XXVII* 1895 *Heft* 1.
26) **Foth**, *Zur Frage der Sporenbildung, Centralbl. f, Bakt. Bd. XI* 1892 *p.* 272.
27) **Frenzel**, *Ueber den Bau und die Sporenbildung grüner Kaulquappenbacillen, Zeitschr. f. Hygiene Bd XI* 1891.
28) **Gaffky** *in Koch, Die Aetiologie der Tuberkulose, Mitteil. aus dem Kais. Gesundheitsamt Bd. II* 1884 *p.* 34.
29) **Hansgirg, A.**, *Ueber die Bacteriaceengattung Phragmidiothrix Engler und einige Leptothrix Ktg.-Arten, Bot. Ztg.* 1891 *p.* 313.
30) **Hegler** *in Bot. Centralbl. Bd. LXIV* 1895 *p.* 203.
33) **Hueppe**, *Untersuchungen über die Zersetzungen der Milch durch Mikroorganismen, Arbeiten aus dem Kais. Gesundheitsamt Bd. II* 1884 *p.* 309.
34) — — *Die Methoden der Bakterienforschung, I. Aufl., Wiesbaden* 1885.
35) **Ilkewicz**, *Ueber die Kerne der Milzbrandsporen, Centralbl. f. Bakt. Bd. XV p.* 261.
36) **Kern**, *Ueber ein neues Milchferment aus dem Kaukasus, Bull. de la Soc. Imp. des naturalistes de Moscou* 1881 *No.* 3.
37) **Kinscherf**, *Färbungsversuche an Sporen mit Hilfe der Maceration, Inaug.-Diss. Heidelberg* 1884.
38) **Kitasato**,
39) **Klein, L.**, *Ueber einen neuen Typus der Sporenbildung bei den endosporen Bakterien, Berichte d. Deutschen bot. Gesellsch. Bd. VII* 1889.
40) — — *Botanische Bakterienstudien I, Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk. Bd. VI* 1889.
41) **Koch, A.**, *Ueber Morphologie und Entwickelungsgeschichte einiger endosporer Bakterienformen, Bot. Ztg.* 1888.

42) **Koch. R.**, *Die Aetiologie der Milzbrandkrankheit, begründet auf die Entwickelungsgeschichte des Bacillus anthracis, Beiträge zur Biologie der Pflanzen Bd. II Heft* 2, 1876 *p.* 277.
43) **Lehmann**, *Ueber die Sporenbildung bei Milzbrand, München. med. Wochenschr.* 1887 *No.* 26.
44) — — *Ueber einige Bedingungen der Sporenbildung beim Milzbrand, Sitzungsber. der Würzburger Physik. med. Gesellsch.* 8. *Februar* 1890.
45) **Liesenberg** *und* **Zopf**, *Ueber den sogenannten Froschlaichpilz (Leuconostoc) der europäischen Rübenzucker- und javanischen Rohrzuckerfabriken, Zopf's Beiträge zur Physiologie und Morphologie niederer Organismen Heft* 1, 1892, *p.* 1
46) **Metschnikoff**, *Pasteuria ramosa, Ann. de l'Instit. Pasteur T. II* 1888 *p.* 165.
47) **Moeller**, *Ueber eine neue Methode der Sporenfärbung, Centralbl. f. Bakt. Bd. X* 1891 *p.* 273.
48) **Neisser** *bei Bienstock in Zeitschr. f. klin. Medizin* 1884 *p.* 1.
49) — — *Versuche über die Sporenbildung bei Xerosebacillen, Streptokokken und Choleraspirillen, Zeitschr. f Hygiene Bd. IV* 1888 *p.* 268—297.
50) **Neelsen**, *Studien über blaue Milch, Beiträge zur Biologie der Pflanzen Bd. III p.* 187.
51) **Osborne**, *Die Sporenbildung des Milzbrandbacillus auf Nährböden von verschiedenem Gehalt an Nährstoffen, Archiv f. Hygiene Bd. XI Heft* 1 (1890).
52) **Pasteur**, *Études sur la maladie des vers à soie, I* 1870.
53) **Perty**, *Zur Kenntnis kleinster Lebensformen*, 1852.
54) **Peters**, *Die Organismen des Sauerteigs und ihre Bedeutung für die Brotgärung, Bot. Ztg.* 1889.
55) **Pfeffer**, *Ueber Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen, Untersuchungen aus dem botanischen Institut zu Tübingen Bd. II Heft* 2 (1886) *p* 179.
56) **Phisalix**, *État asporogène héréditaire du bacillus anthracis, Le Bull. méd.* 1892 *No.* 35 *p.* 293.
57) — — *Régénération expérimentale de la propriété sporogène chez le bacillus anthracis rendu asporogène, La Semaine méd.* 1892 *No.* 40.
58) **Pommer**, *Ein Beitrag zur Kenntnis der fadenbildenden Bakterien, Mitteil. des bot. Instit. zu Graz Bd. I* 1886 *p.* 95.
59) **Prazmowski**, *Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte und Fermentwirkung einiger Bakterienarten, Leipzig* 1880.
60) — — *Zur Entwickelungsgeschichte und Fermentwirkung einiger Bakterienarten, Bot. Ztg.* 1877.
61) **Roux**, *Bactéridie charbonneuse asporogène, Annales de l'Instit. Pasteur* 1890 *p.* 24.
62) **Schröter**, *Pilze in Kryptogamenflora von Schlesien, Bd. III.*
63) **Van Tieghem**, *Sur la gomme de sucreris, Ann. d. sc. nat. Sér. VI Tome VII* (1878) *p.* 180—202.
64) — — *Sur les spores de quelques bactéries, Bull. de la Soc. Botanique de France T. XXVI* (1879) *p.* 141.
65) — — *Observations sur les bactériacées vertes, Bull. de la Soc. Botanique de France T. XXVII* (1880) *p.* 174.
66) — — *Traité de botanique, I. Aufl.* 1883, *II. Aufl.* 1891.
67) **Vignal**, *Contribution à l'étude des bactériacées, Paris (Masson)* 1889.
68) **Wahrlich**, *Bakteriologische Studien, Scripta Botanica, Petersburg* 1890/91.
69) **Ward, Marshall H.**, *On the biology of Bacillus ramosus, a Schizomycete of the river Thames, Proceedings of the Royal Society of London Vol. LVIII.*
70) **Winogradsky**, *Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Bakterien, Heft* 1, 1888.
71) **Zopf**, *Die Spaltpilze, III Aufl.* 1885
72) — — *Zur Morphologie der Spaltpflanzen*, 1882.
73) — — *Zur Kenntnis der Organismen des amerikanischen Baumwollensaatmehles, Beiträge zur Physiologie und Morphologie niederer Organismen Heft* 1, 1892.
74) — — *Zur Kenntnis des regressiven Entwickelungsganges der Beggiatoen nebst einer Kritik der Winogradsky'schen Auffassung betreffs der Morphologie der roten Schwefelbakterien. Beiträge zur Physiologie und Morphologie der niederen Organismen, Heft* 5 (1895) *p.* 37
75) **Zukal**, *in Verhandl. d. Zoolog.-bot. Gesellsch. in Wien* 1885 *Bd. XXXV* 2. *Halbjahr.*

6. Kapitel. Pleomorphismus und Variabilität.

§ 1. Geschichte des Pleomorphismus in der Bakteriologie.

Wenn wir die Geschichte des Pleomorphismus bei den Bakterien rückwärts verfolgen, so läßt sich leicht ermitteln, daß er mit seinen Anfängen in der Lehre von der Urzeugung wurzelt. Und diejenigen Forscher, welche, wie NÄGELI (16) und WIGAND (21) die Urzeugung bei den Bakterien für möglich hielten, waren auch später die eifrigsten Verfechter des Pleomorphismus. Es ist deshalb auch für das Verständnis der Entstehung der Lehre vom Pleomorphismus notwendig, wenigstens einige der wichtigsten Daten aus der Geschichte der Urzeugung anzuführen.

Es ist ja zunächst selbstverständlich, daß die Theorie von der Entstehung der lebenden Wesen durch Urzeugung in der modernen Naturforschung ihre volle Berechtigung hat, und es ist erklärlich, daß man von den am niedrigsten entwickelten und gleichzeitig kleinsten Organismen, den Bakterien, auch eine Entstehung durch Urzeugung annahm. Jetzt, nun wir tiefer in den Bau dieser Wesen eingedrungen sind, erscheint uns derselbe bereits viel zu kompliziert, als daß er durch Generatio aequivoca aus lebloser, aber organischer Materie hervorgegangen sein könnte. Aehnlich ist es aber mit allen Organismen ergangen. Im Altertum war der Gedanke an eine Urzeugung selbst der höchsten lebenden Wesen nichts Ungewöhnliches, und selbst die Schöpfungsgeschichte des Menschen nach dem alten Testament zeigt einen verwandten Zug, wenn auch der belebende Hauch des Schöpfers dem Erdkloß erst seine menschlichen Eigenschaften gab. Je weiter die Naturwissenschaft sich entwickelte, um so mehr wurde die Urzeugung zurückgedrängt und auf die immer tiefer stehenden Wesen eingeschränkt. Aber noch in der Neuzeit wurde die Entstehung von Maden in Fleisch und Käse vielfach der Urzeugung zugeschrieben. Sobald die Bakterien entdeckt waren und man mit diesen zu operieren anfing, galten diese geradezu als klassische Beispiele für durch Urzeugung entstehende Wesen.

Man suchte aber auch experimentell die Lehre von der Urzeugung zu stützen, und — unbekannt mit den seltsamen Eigenschaften der Bakterien — schien man auch mit diesen Experimenten Glück zu haben. NEEDHAM (19) kochte Fleischsaft, goß ihn in eine Flasche und verschloß diese sorgfältig; nichtsdestoweniger entwickelten sich in dem Fleischsaft massenhaft Organismen verschiedener Art. Das konnte nur auf Urzeugung beruhen, denn die drei Möglichkeiten, daß die Organismen von den Wänden der nicht keimfrei gemachten Flasche oder durch den Verschluß in den Fleischsaft gelangt oder durch Kochen nicht vernichtet worden seien, wurden bei dem damaligen Stande der Wissenschaft nicht in Rechnung gezogen. Und doch machte schon BONNET (4) auf diese Möglichkeiten aufmerksam, leider aber, ohne seine Anschauung durch experimentelle Untersuchungen stützen zu können.

Erst SPALANZANI (7) konnte den Nachweis liefern, daß es gelang, die Entwickelung von Keimen zu verhindern, wenn man die Flüssigkeit in der Flasche kochte und diese entweder vorher oder während des Kochens versiegelte. Auch selbst unter diesen Vorsichtsmaßregeln

kamen zuweilen Fälle vor, daß dennoch eine Entwickelung von Bakterien eintrat, und erst COHN löste das Rätsel (1875, 9) durch den Nachweis, daß die Dauerformen mancher Bakterien die Siedehitze selbst stundenlang ohne Nachteil ertragen konnten.

Mit diesem Nachweis war eigentlich der Urzeugung auch das letzte Stückchen Boden entzogen, auf das sie noch mit einem Schein von Recht sich von ihrem einst bedeutenden Gebiete zurückziehen konnte. Freilich gab es auch nachher noch einzelne Forscher, wie WIGAND (21) und BÉCHAMP (2), welche die Möglichkeit der Urzeugung von Bakterien, wenn auch jetzt nur noch aus den Bestandteilen lebender Zellen, vertraten und sogar Beweise dafür erbringen wollten. Daß WIGAND sich durch die Molekularbewegung tanzender Raphiden Bakterien vortäuschen ließ, ist bekannt, und BÉCHAMP's Mikrozymenlehre bedarf heutzutage keiner Erörterung mehr.

Solange man an der Möglichkeit der Urzeugung der Bakterien festhielt oder sie sogar als erwiesen annahm, konnte man, streng genommen, von einer Artverschiedenheit, von einer Einteilung der Bakterien in Gattungen und Arten gar nicht reden. Solche durch Urzeugung entstandene Bakterien waren Zufallsprodukte mit all den unendlich verschiedenen Eigenschaften, die der Zufall ihnen geben kann. Und diese Eigenschaften mußten selbst wieder unendlich variabel sein, denn sie hatten ja noch keine Stetigkeit gewonnen, sie waren im Augenblick entstanden und konnten im nächsten Augenblick unter der Einwirkung anderer Verhältnisse sich beliebig verändern. Organismen, die keine von den Eltern ererbten Charaktere mitbrachten, die nur den augenblicklichen Verhältnissen angepaßt waren, mußten ja gewissermaßen charakterlos sein und sich mit den Verhältnissen ändern.

Und so ist es zu begreifen, daß Forscher von so durchdringendem Verstande, wie NÄGELI, den Pleomorphismus der Bakterien für selbstverständlich hielten. Denn die Urzeugung würde ja für die Bakterien einen schrankenlosen Pleomorphismus bedeuten, und NÄGELI war überzeugter Anhänger der Urzeugung bei den Bakterien, wenn er vielleicht in dieser Hinsicht auch seine Anschauung später etwas geändert haben mag. Noch in seinen „Gattungen einzelliger Algen" (16) sagt er: „— die Algen pflanzen sich bloß durch Samen fort. Die Pilze dagegen erzeugen in ihren Zellen weder Chlorophyll, noch Stärke, noch Farbbläschen; sie entstehen nicht bloß aus Samen, sondern auch aus gärenden oder faulenden oder sich zersetzenden organischen Substanzen durch Urzeugung." Und noch 1857 (1) sagt er: „Ueber die Bedeutung der Gruppe der Schizomycetes, ob es Pflanzen, Tiere oder krankhafte thierische oder vegetabilische Elementarteile seien, darüber giebt die anatomische Struktur keinen Aufschluß —."

Es ist nicht zu verwundern, daß aus solchen Anschauungen heraus die Idee von einer schrankenlosen Vielgestaltigkeit der Bakterien bei NÄGELI feste Wurzel gefaßt hatte. Bei seiner Bedeutung als Forscher und seiner schroffen Zurückweisung anderer Anschauungen konnte der Erfolg nicht zweifelhaft sein. Seine durch geistvolle Spekulationen gestützte Theorie entbehrte zwar beinahe aller experimentellen Untersuchungen und sicheren Beweise, gewann aber trotzdem überall zahlreiche Anhänger, und so ist NÄGELI eigentlich als der Begründer der Lehre vom Pleomorphismus der Bakterien anzusehen. Denn wenn er diesen Punkt auch nicht in zusammenhängender Weise behandelte, so kommen doch fast in allen seinen dieses Gebiet berührenden Ar-

beiten Hinweise auf die von ihm vertretene Auffassung der Vielgestaltigkeit der Bakterien zum Ausdruck. Allerdings stützt sich NÄGELI's Anschauung auf einen unbegreiflichen Irrtum in der Auffassung der Einzelzelle. Er meint: „Die Spaltpilze sind ohne Ausnahme kurze (rundliche) Zellen, deren Durchmesser $^1/_{500}$ mm kaum erreicht, und welche entweder vereinzelt leben oder zu Stäbchen und Fäden, selten zu kleinen Tafeln und Würfeln aneinandergereiht sind" (17, p. 5). Fast ebenso bezeichnend ist die Anmerkung zu dem eben mitgeteilten Satz: „Ein Grundirrtum COHN's besteht nach meinen Beobachtungen darin, daß er die Stäbchen zum Teil als einfache langgestreckte Zellen selbst mit doppelt konturierter Membran und körnigem Inhalt abbildet. Solche Organismen sind mir als Erreger von Gärungs- oder Fäulniszersetzungen noch gar nicht vorgekommen. Alle dickeren Stäbchen und Fäden (oft selbst die dünneren) erscheinen bei Behandlung mit verschiedenen chemischen Reagentien (namentlich mit Jodtinktur, auch beim Austrocknen) bald torulös (wodurch die Gliederung nur angedeutet wird), bald deutlich kurzgliedrig."

Bei NÄGELI ist also jede Bakterienzelle eigentlich rundlich, kurz, kokkenartig; nur die verschiedene Verbindung dieser kurzen isodiametrischen Glieder bringt die Verschiedenheit im Aussehen der Bakterien als Kokken, Sarcinen, Stäbchen und Schrauben hervor. Alle die zahllosen, verschiedenen Formen, die man sieht, sind also nur dadurch verschieden, daß sie in wechselnder Weise aus diesen kokkenartigen Gliedern zusammengesetzt sind. Im Grunde ist aber allen Bakterien die gleiche Gestalt der Einzelzelle eigen. Bei diesen Vorstellungen von den morphologischen Eigenschaften der Bakterien war der Gedanke an einen extremen Pleomorphismus natürlich ein sehr naheliegender. Denn daß die Anordnung der an sich gleichartigen Zellen zu ungleichartigen Verbänden von äußeren Umständen abhängig sein konnte, war zu erwarten, und in der That ist dies ja bis zu einem gewissen Grade der Fall. Sarcina aurantiaca bildet auf Agar deutlich abgerundete, zu 2, 4 oder unregelmäßigen Häufchen zusammengelagerte Zellen, aber keine Pakete, während diese letzteren in Kulturen von Bouillon oder Heuaufguß regelmäßig auftreten.

Wie aber NÄGELI zu dieser irrigen Anschauung von dem Bau der Bakterienzelle gelangt ist, das ist schwer zu erklären, nachdem das mit den optischen Hilfsmitteln jener Zeit Erreichbare in der Kenntnis des Baues dieser niedersten Organismen bereits in zwar sehr kurzer, aber vorzüglich klarer Weise von COHN mitgeteilt worden war.

Die Beweisgründe, durch welche NÄGELI seine Ansicht zu stützen sucht, sind sehr eigentümlicher Art und zum Teil gegen Behauptungen gerichtet, die niemals oder wenigstens nicht in der von NÄGELI citierten Form aufgestellt worden sind. Er sagt: „Nun habe ich von jeher bei der nämlichen Zersetzung oft einen ziemlich weiten Formenkreis der anwesenden Spaltpilze oder mit anderen Worten ein Gemenge von mehreren Formen, die man gewöhnlich specifisch oder generisch trennt, beobachtet, andererseits bei ganz verschiedenen Zersetzungen dem Anscheine nach durchaus die gleichen Spaltpilze gefunden. Diese Thatsache ist der Behauptung, daß jeder Zersetzung eine specifische Pilzform zukomme, durchaus ungünstig." Diese Behauptung ist aber in der von NÄGELI angegebenen Form und mit dem von diesem Forscher hineingelegten Sinn niemals ausgesprochen worden. Wohl

aber nahm man an, daß für gewisse specifische Zersetzungen auch gewisse specifische Bakterienformen charakteristisch seien, wobei aber die Möglichkeit, daß mehrere Formen die gleiche Zersetzung herbeizuführen imstande seien, oder daß neben der einen besonders in die Augen fallenden Zersetzung gleichzeitig durch andere Arten ausgelöste Zersetzungsprozesse weniger auffallenden Charakters sich abspielen könnten, durchaus nicht ausgeschlossen war. Nur das wollte man betonen, daß die gleiche Art unter den gleichen Umständen stets die ihr eigentümlichen Zersetzungserscheinungen hervorruft.

Auf dieser irrigen Auffassung NÄGELI's von der Specifität der Zersetzungsvorgänge beruht auch das zweite Argument, welches von ihm zu ungunsten der Artkonstanz angeführt wird. Er meint, daß, wenn jede Art ihre specifische Zersetzung besäße, chemische Verbindungen, die nicht in der Natur vorkämen, auch nicht zersetzt werden könnten; denn woher sollten plötzlich die specifischen Bakterien für die Zersetzung einer neu gefundenen organischen Verbindung kommen? Als Beispiel führt er das Glycerin und die Glycerinäthylbakterie an. Es braucht kaum darauf hingewiesen zu werden, daß dieser Beweisversuch ein sehr unglücklicher gewesen ist, denn es ist längst bekannt, daß eine und dieselbe Bakterienart unter verschiedenen Verhältnissen ganz verschiedene Zersetzungsvorgänge auszulösen imstande ist.

Auch der dritte Versuch eines Beweises ist zwar äußerlich sehr bestechend, aber durchaus nicht zutreffend. Daß gekochte Milch nicht sauer, sondern bitter wird, beruht, wie HUEPPE (10) zeigte, nicht darauf, daß die Milchsäurebacillen ihre Eigenschaften ändern, sondern daß sie vernichtet werden und an ihrer Stelle die in der Dauerform das Kochen überstehenden Buttersäurebacillen sich entwickeln. Aehnlich verhält es sich mit den anderen Beispielen; es ist zu beachten, daß damals noch nicht mit Reinkulturen gearbeitet wurde, sondern auch bei den scheinbar reinsten Kulturen stets mit Bakteriengemengen, in denen die jeweils unter den vorliegenden Verhältnissen sich am besten entwickelnde Art auch mit ihren Eigenschaften in den Vordergrund trat. Auch spielt hier die Fähigkeit der Bakterien, unter verschiedenen Bedingungen thatsächlich verschiedene Zersetzungsprozesse zu bewirken, eine große Rolle, und es ist natürlich, daß gewisse vorhandene Fähigkeiten der Bakterien durch fortgesetzte Uebung derselben sich so außerordentlich entwickeln lassen, daß andere dagegen in den Hintergrund treten, wie das ja bei allen Organismen eine allgemein verbreitete Erscheinung ist. Eine Eigenschaft aber, die durch besonders lange Gewöhnung an bestimmte Verhältnisse stark entwickelt wird, bleibt auch lange erhalten.

Diese, sich meist auf die biologischen Verhältnisse beziehend, konnten auch für die damalige Zeit (1877) nicht mehr als zutreffend gelten. Und wenn NÄGELI (p. 20) sagt: „COHN hat in neuester Zeit ein gattungs- und artungsreiches System aufgestellt, wobei jede Funktion der Spaltpilze durch eine besondere Species vertreten ist; er hat damit einer ziemlich allgemein verbreiteten, namentlich auch von den Aerzten gehegten Meinung Ausdruck gegeben. Irgend ein thatsächlicher Grund, der auf eine morphologische Verschiedenheit oder auf ein die Verrichtung betreffendes Experiment sich stützen könnte, ist mir bis jetzt nicht bekannt geworden" — wenn NÄGELI dies noch 1877 sagt, so muß man entweder annehmen, daß ihm die

Arbeiten der vorhergehenden 5 Jahre unbekannt geblieben sind, oder daß er sie absichtlich ignorieren wollte, weil sie nicht zu seiner Theorie paßten. Das Erstere ist aber wenigstens, soweit es sich um die wichtigsten von COHN herrührenden Arbeiten handelt, ausgeschlossen. Denn mit einer sehr herben Kritik behandelt er die Arbeiten COHN's, obgleich er diesen streng wissenschaftlichen, ernsten Arbeiten nichts entgegensetzen konnte, als vorgefaßte Meinungen und oberflächliche Beobachtungen. Denn sehr oberflächlich müssen seine morphologischen Kenntnisse der Spaltpilze gewesen sein, wenn er auf derselben Seite fortfahren konnte: „Ich habe seit 10 Jahren wohl Tausende von verschiedenen Spalthefeformen untersucht, und ich könnte (wenn ich Sarcine ausschließe) nicht behaupten, daß auch nur zur Trennung in zwei specifisch verschiedene Formen Nötigung vorhanden sei."

Freilich nimmt NÄGELI nicht wirklich an, daß „alle Spaltpilze eine einzige naturhistorische Art darstellen", obgleich nach seiner Anschauung viel zu viel Arten unterschieden worden sind. Er möchte vielmehr vermuten, „daß es einige wenige Arten giebt, die aber mit den jetzigen Gattungen und Arten wenig gemein haben und von denen jede einen bestimmten, aber ziemlich weiten Formenkreis durchläuft, wobei verschiedene Arten in analogen Formen und mit gleicher Wirkungsweise auftreten können".

Wie weit er aber andererseits diese Arten faßt, geht aus dem p. 23 desselben Werkes Gesagten hervor: Es würden sich also Formen von ungleich starkem Gepräge und ungleicher Konstanz ausbilden, die den verschiedenen äußeren Bedingungen entsprechen. Der nämliche Spaltpilz würde einmal in der Milch leben und Milchsäure bilden, dann auf Fleisch und hier Fäulnis bewirken, später im Wein und daselbst Gummi erzeugen, nachher in der Erde, ohne Gärung hervorzubringen, endlich im menschlichen Körper, um hier bei irgend einer Erkrankung sich zu beteiligen." Auch NÄGELI will die verschiedenen Formen als Mikrokokkenform, Vibrionenform, Bakterienform, Spirillenform u. s. w. unterschieden wissen, aber mit der Einschränkung, daß diese Formen nicht konstant sind, sondern fortwährend ineinander übergehen. Ein Meister der Systematik, als welcher sich NÄGELI bei der Bearbeitung der Hieracien, der einzelligen Algen gezeigt hat, hätte sich bei seinem Urteil nicht fast ausschließlich durch physiologische Momente dürfen bestimmen lassen; denn die natürliche Entstehung der Arten und ihre Verwandtschaft unter und ihre Abgrenzung gegen einander ist eben nur durch morphologische und entwickelungsgeschichtliche Merkmale zu erkennen.

Wir können freilich auch gegenwärtig diese physiologischen Merkmale zur Unterscheidung der Arten nicht entbehren, aber wir dürfen sie nur mit dem Bewußtsein anwenden, daß sie ein Notbehelf sind, weil unsere Kenntnis der morphologischen und entwickelungsgeschichtlichen Eigenschaften der Bakterien zu gering ist und bei den fast unüberwindlichen Schwierigkeiten, die sich einem weiteren Eindringen in diese Verhältnisse entgegensetzen, vermutlich auch noch lange zu gering bleiben wird, um auf sie allein eine natürliche Unterscheidung der Arten zu bauen. Es ist deshalb nicht genug zu betonen, daß alle Arten, die nicht hinreichend morphologisch und entwickelungsgeschichtlich charakterisiert sind, durchaus nicht als naturhistorische betrachtet werden können. Solche physiologische Arten sind die meisten bekannten Bakterien, denn die eigentümliche Richtung,

welche die Bakteriologie durch ihre nahen Beziehungen zu der Lehre von den Infektionskrankheiten und den verschiedenen in der Landwirtschaft und Technik wichtigen Zersetzungsprozessen genommen hat, brachte es mit sich, daß die Physiologie der Bakterien weit besser bekannt ist, als ihre Morphologie und Entwickelungsgeschichte.

Wie NÄGELI aber überhaupt die von ihm angenommenen wenigen Bakterienarten unterscheiden will, da er sowohl morphologische als physiologische Merkmale verwirft, ist nicht recht zu verstehen. Er scheint also auf eine Trennung der Bakterienarten beinahe Verzicht zu leisten.

NÄGELI geht aber später sogar noch weiter: „Seitdem habe ich gesehen, daß die allgemein verbreitete und als Stäubchen in der Luft herumfliegende Sarcine in ihrer eigentümlichen Zellteilung und Anordnung der Zellen auch nicht konstant ist —“ (18, p. 129). Für seine Anschauung kann er jetzt auch eine Arbeit BUCHNER's (5) citieren, welcher die Umwandlung des Milzbrandbacillus in den Heubacillus und umgekehrt mit Erfolg bewirkt zu haben glaubte. Die Art und Weise, wie sowohl NÄGELI als BUCHNER die bereits sichergestellten entwickelungsgeschichtlichen Verschiedenheiten beider Bakterienarten ignorieren, ist unbegreiflich und namentlich für einen Systematiker, wie NÄGELI, unverzeihlich. Daß er aber bei diesen Leistungen es auch noch als gewagt bezeichnet, daß COHN für sein System eine so „anspruchsvolle Form“ gewählt hat und ihm beinahe „wissenschaftliche Unfähigkeit“ zuschreibt, das zeigt nur, daß NÄGELI der Lösung von Fragen auf diesem Gebiete nicht mehr gewachsen war.

Man hätte NÄGELI's Standpunkt als etwas längst Ueberwundenes nur kurz berühren können, wenn er nicht der Quell gewesen wäre, aus dem sich später all die verschiedenen Schattierungen des Pleomorphismus entwickelt hätten. In dieser Hinsicht waren NÄGELI's Arbeiten viel unheilvoller, als BILLROTH's Coccobacteria septica (3).

Zunächst war zu der Zeit, als BILLROTH die ersten Kapitel seines Werkes niederschrieb, der angehäufte Stoff noch nicht systematisch geordnet; COHN's wichtigste Arbeiten waren noch nicht erschienen, und die jetzt als Bakterien zusammengefaßten Organismen bildeten lose Gruppen, die man noch nicht von einem einheitlichen Gesichtspunkte aus betrachtet hatte. Dies that aber BILLROTH, und wenn er dabei auch einerseits den Fehler beging, einen genetischen Zusammenhang aller Formen anzunehmen, so hat er doch andererseits auch das große Verdienst für sich zu beanspruchen, die verschiedenen Formen der Bakterien aufs schärfste charakterisiert und in ihrem Verhältnis zu einander geordnet zu haben.

Zu der Annahme, daß alle Bakterienformen zusammengehören und in einander übergehen können, wurde er auch wesentlich durch COHN's Arbeit über Crenothrix polyspora gebracht. Die verschiedenen in den Entwickelungskreis dieser Art gehörenden Formen glichen ja so vielfach den Formen der Bakterien, die man als eigene Arten oder Gattungen anzusehen pflegte, daß es nahe lag, in den letzteren auch nur Formen einer Art zu sehen. Dieser Annahme standen auch damals noch keine experimentellen Untersuchungen entgegen, und BILLROTH's eigene Forschungen auf diesem Gebiete, mit unreinem Material gewonnene Ergebnisse, schienen seine Anschauungen zu be-

stätigen. Ihm sind aber auch, als einem Mediziner, die Begriffe von Gattung, Art, Varietät und Form durchaus nicht so feststehende, ihm ist seine Coccobacteria septica „eine Pflanzengattung oder Pflanze mit verschiedenen Varietäten", er will aber nicht behaupten, „daß jede Form derselben beliebig auseinander entstehen könne".

BILLROTH's Werk wirkt aber, wie gesagt, nicht bloß für den Pleomorphismus, sondern auch für eine intensive Formunterscheidung, und darum und weil er Mediziner war, haben seine Anschauungen über die Vielgestaltigkeit der Bakterien nicht den Eindruck auf die Botaniker, in deren Händen damals die Bakteriologie noch zumeist lag, gemacht, wie NÄGELI's, auf viel weniger ernste Arbeit gestützte, aber dafür mit um so größerer Zuversicht vorgetragene Ansichten. HALLIER's Arbeiten können hier übergangen werden, sie sind bereits im ersten Abschnitt hinreichend charakterisiert; es bliebe nur zu bemerken, daß auch sein neuestes Werk (10) trotz der gegenteiligen Versicherung auf dem Titel, sich nicht wesentlich von seinen früheren unterscheidet [1]).

Es würde überflüssig sein, all' die verschiedenen Anschauungen über den Pleomorphismus der Bakterien zu erörtern und eine Menge Arbeiten zu citieren, die im wesentlichen ohne Einfluß auf die Weiterentwickelung der Systematik geblieben sind. Wir können nur diejenigen in den Kreis unserer Betrachtung ziehen, die entweder noch gegenwärtig von einzelnen Forschern vertreten werden oder in irgend einer Weise auf die jetzige Gestaltung der Bakteriologie, soweit sie für die Systematik von Interesse ist, einen bestimmenden Einfluß ausgeübt haben.

Anders als NÄGELI faßte CIENKOWSKI (8) den Pleomorphismus der Bakterien auf. Er glaubt in den von COHN als Gattungen betrachteten Micrococcus, Bacillus und Leptothrix nur Formen, Entwickelungsstadien der Bakterienarten zu erkennen. Aus den ungegliederten Fäden (Leptothrix) entstehen gegliederte Fäden (Mycothrix),

1) Es scheint aber, als ob trotz alledem HALLIER's Anschauungen auf fruchtbaren Boden gefallen wären und die längst selig entschlummerte Lehre wieder auftauchen wollte. Herr Prof. STUTZER-Bonn sprach in seinem Vortrage (vergl. Mitteilungen der Deutschen Landwirtschaftsgesellschaft, 1897 Stück 4 p. 45): „. . . Aber trotz aller Bemühungen ist es bislang nicht gelungen, über die Lebenseigenschaften dieser Organismen durch Untersuchungen ein genügendes Licht zu verbreiten. Auch wir haben in der Versuchsstation zu Bonn uns bereits seit 3 Jahren eingehend mit dieser Frage beschäftigt, und es ist uns erst in der letzten Zeit gelungen, den Schleier zu lüften, welcher über diese Bakterien gebreitet lag. M. H., wir fanden, daß der Salpetererzeuger sich anderen bekannten Bakterien nicht gleich verhält. Es entstehen nämlich diese Gebilde aus einem Schimmelpilze, durch Umwandlung der äußeren Form und der Gestalt des Pilzes." An Herrn Professor STUTZER scheint die gesamte Entwickelung der Bakteriologie seit HALLIER's Zeiten spurlos vorübergegangen zu sein. Ganz abgesehen von anderen Ungeheuerlichkeiten, die wohl von anderer Seite eine Richtigstellung erfahren werden, kann man die oben citierte Stelle aus dem Vortrage als eine wissenschaftliche Leistung bezeichnen, wie man sie heutzutage auch von keinem Laien in der Bakteriologie mehr erwarten dürfte.

und diese zerfallen in Haufen von Kügelchen, und ebenso können diese aus Stäbchen entstehen. Er kommt zu folgenden Schlüssen: „1) Aehnlich wie aus chlorophyllgrünen Algen Palmellenzustände entstehen, bilden sich aus einigen farblosen Fadenalgen Zoogloea-Formen. 2) Zu solchen Zoogloeabildnerinnen gehören Crenothrix, Leptothrix, Cladothrix dichotoma; von der letzten Alge stammen höchst wahrscheinlich die gewöhnlichsten, dem Bacterium Termo und Lineola gehörenden Zoogloea-Zustände. 3) Die Bakterien gehen durch wiederholte Teilungen in Micrococcus über; der letzte entsteht auch aus Leptothrix-artigen Fäden. 4) Micrococcus, Bacterium, Torula-Formen, Bakterien-Ketten sind nicht generisch verschieden, weil sie oft in demselben Zoogloea-Exemplare vorkommen, hier nachweislich von einer farblosen Alge abstammen und in beweglichen Zustand versetzt werden können."

Cienkowski begeht hier, wie viele andere Forscher, den Fehler, vor dem Cohn eindringlich gewarnt hatte: er folgert hauptsächlich daraus, daß verschieden gestaltete Formen der Bakterien in einer Zoogloea vorkommen, daß diese Formen auch wirklich einer einzigen Art angehören. Das innige Zusammenleben und Vermischtsein der verschiedensten Bakterien ist überall anzutreffen, wo überhaupt in der Natur die Bedingungen für Bakterienentwickelung vorhanden sind, und es ist bei einem solchen Gemenge beweglicher Formen eine Unmöglichkeit, unter dem Mikroskop die Entwickelung der einzelnen Arten zu verfolgen und auseinanderzuhalten. Daß übrigens längere Fäden in kürzere und Stäbchen in kokkenähnliche, fast isodiametrische Glieder zerfallen können, ist eine Beobachtung, die nach Cienkowski noch wiederholt gemacht worden ist und durchaus nicht in Zweifel gezogen werden kann. Der daraus gezogene Schluß ist aber nicht mehr berechtigt, wie weiter unten gezeigt werden soll, für jene Zeit aber natürlich, da man sich von der Anschauung noch nicht los machen konnte, die Cohn'schen Gattungen seien ausschließlich auf die Verschiedenheit der Form, ohne Berücksichtigung der Entwickelungsgeschichte gegründet.

Daß aber Cienkowski durchaus nicht einem schrankenlosen Pleomorphismus im Sinne Nägeli's huldigt, geht schon daraus hervor, daß er sehr wohl einen großen Teil der Gattungen als Entwickelungsstufen dieser Arten betrachtet.

Ganz ähnlich faßt Zopf den Pleomorphismus der Bakterien auf. In seiner ersten Arbeit (24), die diesen Gegenstand allerdings nur streift, behandelt er die Entwickelungsgeschichte der Crenothrix polyspora in ausgezeichneter Weise, ohne dabei jedoch von einem Pleomorphismus zu reden. In seiner zweiten Arbeit (25) geht Zopf jedoch bereits wesentlich weiter und läßt die Cohn'schen Gattungen nur noch als Entwickelungszustände von Bakterien gelten. Er führt die von Cienkowski ausgesprochene Ansicht, daß Mikrokokken, Stäbchen und Leptothrixfäden nur Entwickelungsstadien seien, weiter, indem er auch die Schrauben als Entwickelungsstadien höherer Spaltpilze ansieht. So findet er bei Cladothrix dichotoma Fäden, Langstäbchen, Kurzstäbchen, Kokken und Schrauben, ebenso bei Beggiatoa alba und roseo-persicina und bei Crenothrix Kühniana. Der Wechsel der Formen ist aber kein konstanter, sondern der Entwickelungsgang kann sich verschieden gestalten, und es können bald diese, bald jene Formen auftreten. Und dieser beinahe beliebige Wechsel der Formen

ist es, welcher später von vielen Seiten bestritten wurde. An ihn knüpft sich im wesentlichen auch der ganze Streit um die Frage, ob es pleomorphe Bakterien giebt oder nicht; denn daß eine so weitgehende Vielgestaltigkeit, wie sie von NÄGELI vorausgesetzt wurde, nicht bei allen Bakterien zu erwarten war, dürfte damals wohl schon die weit überwiegende Mehrzahl selbst der Anhänger des Pleomorphismus angenommen haben. Auch ZOPF sagt: „Es hat nach den Untersuchungen über Bacillus subtilis und Clostridium den Anschein, als ob nicht alle Spaltpilzgewächse jene Mannigfaltigkeit der Entwickelungsformen besitzen; ja es ist die Möglichkeit vorhanden, daß manche Spaltpilze nur eine einzige Entwickelungsform produzieren."

Die gleichen Anschauungen vertritt ZOPF in den beiden anderen, dieses Gebiet berührenden Arbeiten (26, 27). Insbesondere formenreich ist seine Beggiatoa roseo-persicina; er rechnet dazu alle jene Organismen, welche durch den bekannten pfirsichblütroten Farbstoff sich auszeichneten und schon von RAY LANKESTER und bis zu einem gewissen Grade auch von WARMING als zusammengehörig betrachtet worden waren, insbesondere auch die verschiedenen Monas, Chromatium, Ophidomonas etc.

Bei diesen roten Schwefelbakterien setzte nun WINOGRADSKY (22) ein, um die Haltlosigkeit der Lehre vom Pleomorphismus der Bakterien darzuthun. Es gelang ihm, eine große Anzahl von Formen dieser interessanten Organismen durch sinnreiche, aber sehr mühsame Methoden in ihrer Entwickelungsgeschichte genau zu verfolgen und für sie den Nachweis zu erbringen, daß sie als selbständige, scharf abgegrenzte Arten und Gattungen von relativer Einförmigkeit aufzufassen sind. Allerdings geht er dabei wohl zu weit, das Vorhandensein einer roten Beggiatoa zu bezweifeln und anzunehmen, daß ZOPF die oft sehr langgestreckten Zellen von Rhabdochromatium für eine Beggiatoa gehalten habe. Seine Beobachtungen farbloser Beggiatoen liefern ebenfalls wesentlich andere Resultate, als ZOPF erhalten hatte. Nach ihm kommt ein Zerfall der Beggiatoafäden in kürzere Glieder nur beim Absterben vor, Kokken oder Spirillen treten im Entwickelungskreislauf der Beggiatoen überhaupt nicht auf.

Auch BÜSGEN (7) konnte bei Cladothrix dichotoma, die er in Reinkulturen beobachtete, niemals die Entwickelung von Spirillen beobachten und glaubt, diese Angabe ZOPF's, der nicht mit Reinkulturen arbeitete, darauf zurückführen zu können, daß sich gewöhnlich in den Flüssigkeiten, in denen Cladothrix lebt, ein in der Dicke den Cladothrixfäden ähnliches Spirillum aufhält. Ich möchte mich nach meinen eigenen Beobachtungen gleichfalls für diese Annahme BÜSGEN's entscheiden. Diese großen Spirillen sind auch mir aufgefallen, aber sie unterscheiden sich von allen entsprechend langen Teilen unzweifelhafter Cladothrixstücke durch den Mangel der Scheide. Daß übrigens gelegentlich Krümmungen der Fäden auftreten können, die täuschend Spirillen ähneln, ist gar nicht zu bestreiten und kommt gelegentlich auch bei allen fadenbildenden Bakterien vor; darum werden aber aus diesen Spiralen oder Schrauben noch lange keine echten Spirillen oder Spirochäten.

Im übrigen ist darauf hinzuweisen, daß diese Untersuchungen, mit Ausnahme von denen BÜSGEN's, nicht mit Reinkulturen ausgeführt sind und deshalb nicht denselben Anspruch auf Zuverlässigkeit machen können als solche, bei denen zweifellos reinkultivierte Arten

das Untersuchungsobjekt bildeten. Gerade bei diesen Arten ist aber eine so weitgehende Vielgestaltigkeit **niemals** beobachtet worden, und man kann sich deshalb der Vermutung nicht erwehren, daß überall da, wo der Beobachter glaubte, ein vielgestaltiges Bacterium vor sich zu haben, dennoch mehrere formenarme Arten untermischt gewesen sind. Es ist dies ein Beobachtungsfehler, der sich bei der Kleinheit der Organismen vielfach, besonders wenn bewegliche Zustände mit in Frage kommen, gar nicht vermeiden läßt, selbst bei der größten Aufmerksamkeit und vollkommensten Beherrschung der mikroskopischen Technik. Solange sich also die Lehre vom Pleomorphismus der Bakterien nur auf solche Arten stützt, die man noch nicht imstande war in Reinkulturen zu erhalten, wird ihr stets ein nicht unberechtigtes Mißtrauen entgegengebracht werden dürfen.

Es war natürlich, daß die Schlüsse, die WINOGRADSKY aus seinen Beobachtungen über die Schwefelbakterien gezogen und auch auf die anderen Bakterien übertragen hatte, nicht ungeteilten Beifall fanden. METSCHNIKOFF (14) fand in Sümpfen bei Odessa unter unzähligen Exemplaren von Daphnia magna einzelne rot gefärbte, die durch eine eigentümliche Bakterienart, den Spirobacillus Cienkowskii, in einen Krankheitszustand versetzt waren. Dieser Organismus nimmt während der 4—5 Tage dauernden Krankheit ganz verschiedene Formen an. Im Anfang der Krankheit sind die Zellen in geringer Zahl vertreten, länglich-eiförmig, gewissen Formen der Hefe ähnlich, aber nur 3—5 μ lang, später werden sie schmäler, stäbchenförmig, dann beginnen sie sich zu krümmen und schließlich zu Schrauben auszuwachsen, die denen des Spirillum volutans ähnlich sind. Diese Schrauben zerfallen wieder in kürzere gekrümmte Stücke, die wieder bedeutend schmäler sind. Dann entstehen häufig kleine ovoide Körperchen; beim Tode des Tieres sind dagegen wieder außerordentlich zahlreiche kleine, stark gekrümmte, bewegliche Stäbchen vorhanden, aus denen wiederum Spiromonas-artige, in der Mitte verdickte, nach den Enden zu sich verjüngende Stäbchen hervorgehen. Schließlich treten an den Enden dieser Zellen kugelförmige, stark lichtbrechende Anschwellungen auf, die als Sporen gedeutet werden.

Sieht man sich die Abbildungen (auf Tab. I) an, so muß man allerdings staunen ob dieser Vielgestaltigkeit; liest man dann aber die Methode, nach welcher die Untersuchungsergebnisse gewonnen wurden, so bietet sich eine Erklärung von selbst dar. Eine Reinkultur dieses Organismus gelang nicht; die fortlaufende Beobachtung eines Individuums wurde nicht gemacht, sondern die Entwickelungsgeschichte wurde konstruiert aus den mikroskopischen Bildern, die in den verschiedenen Stadien der Krankheit bei verschiedenen Exemplaren erhalten wurden, sowie durch Entnahme kleiner Blutmengen zu verschiedenen Zeiten von demselben Individuum. Mit Recht erkennt deshalb auch WINOGRADSKY unter Darlegung der Gründe, die ihn zu der Aeußerung führten, daß bis jetzt kein einziges pleomorphes Bakterium bekannt sei, die Ergebnisse METSCHNIKOFF's nicht als richtig an (23). Die Erwiderung METSCHNIKOFF's sucht merkwürdige Beweise für die Existenz des Pleomorphismus (15), so z. B. daß der Organismus der Cholera asiatica erst als Bacillus, dann als Spirillum aufgefaßt sei, daß der Micrococcus prodigiosus bald als Bacillus, bald als Micrococcus gedeutet werde. Auch das Referat BUCHNER's (6) ist im Sinne METSCHNIKOFF's gehalten, der den un-

begreiflichen Irrtum begeht, eine Entwickelung der Bakterien in dem Sinne der höheren Organismen überhaupt leugnen zu wollen.

Die Frage, ob sich bei den Bakterien entwickelungsgeschichtlich verschiedene Formen erkennen lassen oder ob diese Formen ohne Beziehung zur Entwickelungsgeschichte stehen und nur abhängig von äußeren Verhältnissen sind, ist gegenwärtig für die Annahme oder Aufgabe der Lehre vom Pleomorphismus der Bakterien ausschlaggebend.

§ 2. Ueber Gattung, Art, Varietät, Form und Rasse.

Von den meisten Bakteriologen sind Varietäten bei den Bakterien bisher nicht angenommen worden, man hat vielmehr gewöhnlich nur von Gattungen, Arten, Formen und Rassen gesprochen. Rassen kann es aber nach der Bedeutung dieses Wortes, wie es in der Zoologie und Botanik jetzt wohl allgemein angewendet wird, bei den Bakterien überhaupt nicht geben, wie auch bereits NÄGELI betont. Denn Rassen entstehen durch geschlechtliche Kreuzung von Arten oder Varietäten, sie sind also bei Organismen ohne geschlechtliche Fortpflanzung von vornherein ausgeschlossen. Es ist daher besser, diese Bezeichnung auf Bakterien nicht mehr anzuwenden.

Das Wort, welches teilweise dem Begriffe entsprechen würde, den die Bakteriologen mit dem Wort Rasse gewöhnlich verbunden haben, würde das von NÄGELI eingeführte „Modifikation" sein. Andererseits läßt sich aber zwischen „Modifikation", die NÄGELI als hauptsächlich durch Ernährungsverhältnisse — daher Ernährungsmodifikation — bedingt sein läßt, und „Form", eine auch nur einigermaßen scharfe Trennung wenigstens gegenwärtig noch nicht durchführen, man kommt zunächst noch überall mit der Bezeichnung „Form" aus. Wahrscheinlich wird sich später einmal, wenn die Entwickelungs- und Variabilitätskreise einer größeren Anzahl von Arten bekannt sind, auch das Bedürfnis fühlbar machen, die konstanteren Formen von den inkonstanten zu unterscheiden, und dann mag man diese Bezeichnungen entsprechend anwenden, vorläufig liegt aber ein derartiges Bedürfnis nicht vor.

Aehnlich verhält es sich mit Art und Varietät. Beide sollen nach unseren gegenwärtigen Begriffsbestimmungen schlechthin unveränderlich sein, wenigstens so unveränderlich, daß sie innerhalb der uns bis jetzt zu Gebote stehenden Beobachtungszeiträume ihren Charakter bewahren. Da lassen sich wohl Varietäten von Arten bei hoch entwickelten Pflanzen unterscheiden, aber nicht bei so niedrig stehenden Organismen, bei denen man schon sehr zufrieden sein kann, wenn man überhaupt imstande ist, die Arten voneinander zu trennen. Und selbst bei den höchsten Organismen sind die Ansichten darüber, was als Art und was als Varietät anzusehen ist, sehr geteilt. Es ist deshalb zum mindesten überflüssig, zwischen Arten und Varietäten bei den Bakterien einen Unterschied zu machen, da man einmal berechtigt ist, zunächst noch alles, was sich konstant verschieden verhält, bei den Bakterien als Art zu betrachten, dann aber auch jede Handhabe fehlt, um festzustellen, was Art und was nur Varietät ist.

Es blieben demnach bei den Bakterien zur Bezeichnung der mehr oder weniger ausgeprägten Selbständigkeit hinsichtlich der systematischen Stellung nur Gattungen, Arten und Formen.

Vom Standpunkt der beschreibenden Naturwissenschaften aus, der in einer Bakteriensystematik notwendig vertreten werden muß, werden Gattungen und Arten ausschließlich durch morphologische und entwickelungsgeschichtliche Charaktere bestimmt. Die Formen dagegen können wirklich eine Abweichung in der Gestalt vom Typus bedeuten, sie können aber auch sich durch biologische Merkmale von der eigentlichen Art unterscheiden. Gattungen und Arten sind im systematischen Sinne absolut konstant, Formen veränderlich.

Die Art gilt als systematische Einheit. Alle Merkmale, welche eine Art von anderen Arten unterscheiden, müssen unveränderlich sein. Daneben kann es noch Merkmale geben, die zwar oft sehr charakteristisch sind, aber nicht durchaus konstant oder nicht bei allen Formen einer Art vorkommen. Man könnte sie als Artmerkmale zweiten Ranges bezeichnen. Als solche sind z. B. viele biologische Eigentümlichkeiten, bei den Bakterien etwa Farbstoffproduktion, zu bezeichnen.

Eine Vielheit von Arten, die durch charakteristische gemeinsame Merkmale allgemeinerer Natur verbunden sind, stellt die Gattung dar. Gattungsmerkmale müssen allen Arten und allen Formen derselben Gattung eigentümlich sein, sie sind durchaus konstant und in keiner Hinsicht Veränderungen unterworfen. Die Gattung kann Arten enthalten, die morphologisch und entwickelungsgeschichtlich große Verschiedenheiten konstanter Natur zeigen, wenn ihnen nur die gleichen Gattungscharaktere zukommen; der Umfang der Art ist begrenzt durch den gleichen Entwickelungsgang und durch die Gleichartigkeit der konstanten morphologischen Merkmale aller Formen.

Versucht man diese Prinzipien der Systematik auf die Bakterien zu übertragen, so wird man sehr bald gewahr, daß ihrer durchgehenden Anwendung noch unendlich viel Hindernisse im Wege liegen. Den Artcharakter ausschließlich auf morphologische und entwickelungsgeschichtliche Merkmale zu gründen, ist nur bei einem sehr kleinen Teile der Arten möglich. Und selbst bei diesen ist die Angabe der biologischen Merkmale nicht bloß deshalb erwünscht, weil wir uns einmal daran gewöhnt haben, die Arten hauptsächlich biologisch zu unterscheiden, sondern auch, weil wir bei der höchst unvollkommenen Kenntnis der thatsächlich existierenden Bakterienarten sehr leicht einmal einen bisher unbekannten Organismus nur durch seine biologischen Eigenschaften von seinen durch morphologische und entwickelungsgeschichtliche Eigenschaften scheinbar so scharf charakterisierten Verwandten zu trennen vermögen.

Die weitaus größte Mehrzahl der Arten ist aber entwickelungsgeschichtlich und morphologisch so wenig verschieden, daß wir in ihnen nur die Gattungscharaktere finden, oder doch nur Merkmale, die ganzen Gruppen von Arten einer Gattung eigen sind.

Es mag sich nun die Frage aufwerfen lassen: Ist man denn dann auch noch berechtigt, diese morphologisch und entwickelungsgeschichtlich gleichartigen Organismen als Arten aufzufassen? Oder sind es nur Formen einer Art?

Wäre die Morphologie der Bakterien auch nur annähernd auf einer so hohen Stufe, wie bei andern Organismen, so würde man freilich zur Unterscheidung der Arten keine biologischen Merkmale dürfen gelten lassen. Das ist aber keineswegs der Fall und wird auch voraussichtlich noch lange nicht der Fall sein, denn unsere

optischen Hilfsmittel werden uns noch lange nicht in die Lage versetzen, morphologische Differenzen in so ausgedehntem Maße bei den Bakterien zu entdecken.

Wir haben also zunächst meist nur mit biologischen Arten zu thun, die sich durchaus nicht notwendig mit naturhistorischen Arten zu decken brauchen und sich auch thatsächlich nicht immer decken werden. Zwei Gesichtspunkte sind aber dafür ausschlaggebend, dieselben vorläufig und zwar so lange als vollgiltige Arten anzusehen, bis sich das Gegenteil mit Sicherheit herausgestellt hat.

Erstens darf man als eine allgemeingiltige Regel annehmen, daß konstanten biologischen Merkmalen auch konstante, wenn auch geringfügige, morphologische Eigenschaften entsprechen werden. Sind die biologischen Merkmale unbeständig, so werden es auch die entsprechenden morphologischen sein, und es handelt sich dann um Formen und nicht um Arten. Konstante biologische Eigenschaften fordern konstante morphologische Merkmale, und dann hat man es mit Arten zu thun. Gewiß kommen Ausnahmen vor, aber wahrscheinlich nicht allzu zahlreich, denn bis jetzt sind keine mit Sicherheit bekannt geworden.

Zweitens ist man aber auch aus rein praktischen Gründen gezwungen, alles, was konstant verschieden ist, bei den Bakterien als verschiedene Arten anzusehen, mag diese Verschiedenheit auf morphologischem, entwickelungsgeschichtlichem oder biologischem Gebiete liegen. Denn nur dadurch, daß man dieser konstanten Verschiedenheit auch Ausdruck verleiht, wird die Anregung zum Aufsuchen weiterer Unterscheidungsmerkmale gegeben, und die jetzt so unvollkommenen Diagnosen werden exakter und zuverlässiger werden. Bringt man aber einmal heterogene Dinge zusammen, so ist es nachher weit schwieriger, dieselben wieder zu trennen, als umgekehrt Formen, die man lange Zeit als eigene Arten angesehen hat, in eine Art zusammenzuziehen. Uebrigens würde der Fehler, verschiedene Formen einer Art als selbständige Arten zu betrachten, in systematischer Hinsicht durchaus nicht größer, sondern eher geringer sein, als thatsächlich verschiedene Arten in eine einzige Art zusammenzuziehen.

Ganz anders verhält es sich aber mit den Gattungen. Eine Zusammenfassung von Arten mit gleichen biologischen Merkmalen würde eine biologische Gattung ergeben. Man würde ein Recht haben, solche biologischen Gruppen zusammenzufassen, wenn man damit nur den betreffenden Organismen gemeinsame Lebensäußerungen besonderer Art hervorheben wollte, ohne auf die systematische Stellung und Verwandtschaft Rücksicht zu nehmen, wie wir etwa Parasiten, Nitrobakterien, Eisenbakterien etc. zusammenfassen können. Als naturhistorische Gattungen dürfen aber auch bei den Bakterien nur solche gelten, deren Arten durch absolut unveränderliche morphologische Merkmale allen anderen Arten derselben Familie oder Ordnung gegenüber charakterisiert sind.

Deshalb sind beispielsweise Nitromonas, Thiospirillum, Thiopedia u. s. w. keine naturhistorischen Gattungen, sondern nur Arten, welche durch eine besondere physiologische Thätigkeit ausgezeichnet sind. Vielleicht wird es bei den beiden letzteren einmal möglich, sie auf Grund ihres inneren Baues als eigene Gattungen aufzustellen, wenn

unsere Kenntnisse über diesen Punkt zuverlässiger sein, wenn die gegenwärtigen widerstreitenden Meinungen über den Bau der Schizophytenzellen sich geklärt haben werden. Vorläufig ist dies unnötig. Dann aber werden die Gattungen nicht auf die physiologischen Charaktere, sondern wieder auf morphologische gestützt sein. Ich bin deshalb der Ansicht, daß man solche Namen wie Nitromonas, Photobacterium, Thiosarcina etc. nicht absolut zu verwerfen braucht, sie aber nicht als Namen für Gattungen in systematischem Sinne verwendet, sondern als Namen für physiologische Bakteriengruppen.

Im Gegensatz zu Gattung und Art ist die Form nicht durchaus unveränderlich; wir begegnen aber gerade bei den Bakterien Formen von sehr ungleicher Beständigkeit. Was man bei diesen Organismen als Form bezeichnen kann, weicht von dem Typus der Art entweder in morphologischen oder in entwickelungsgeschichtlichen, namentlich aber in biologischen Eigenschaften ab. Als entwickelungsgeschichtlich gegenüber der Art charakterisierte Form könnte man beispielsweise den asporogenen Milzbrandbacillus ansehen; immerhin sind aber solche entwickelungsgeschichtlich charakterisierte Formen äußerst seltene Erscheinungen. Häufiger sind Formen, welche hinsichtlich der morphologischen Eigenschaften Abweichungen zeigen; Größe und Form der Zellen können hier schon nicht unbeträchtliche Verschiedenheit bedingen. Weit zahlreicher sind aber die biologischen Formen; fast alle Eigenschaften dieser Kategorie können der Variabilität unterliegen und Formen von so auffallendem Charakter bedingen, daß wahrscheinlich nicht wenig derartige Formen gegenwärtig noch als eigene Arten beschrieben werden.

Ein Punkt verdient jedoch hier noch besonders hervorgehoben zu werden, nämlich daß man auch vielfach als Form bezeichnet hat, was thatsächlich nicht durch eine Tendenz der Art, zu variieren, entsteht, sondern als Glied in dem natürlichen Entwickelungsgang auftritt. Eine Verwechselung dieser beiden vollständig verschiedenen Dinge ist jedenfalls mit eine Hauptursache davon gewesen, daß sich die Lehre vom Pleomorphismus der Bakterien in solchem Maße entwickelt hat.

§ 3. Variabilitätskreise und Entwickelungskreise.

Wie bereits in einem früheren Abschnitt angedeutet, sind die verschiedenen Formen, die wir bei einer Art beobachten, von sehr verschiedenem Charakter und sehr verschiedener Bedeutung. Abgesehen von den individuellen Verschiedenheiten, welche sich in wechselndem Maße stets in einer Reinkultur bemerklich machen und bei einigen Arten zuweilen sehr bedeutend sein können, lassen sich die Formen aber wesentlich in zwei Gruppen bringen, die man als Variabilitätskreis und Entwickelungskreis einer Art bezeichnen kann.

Die einzelnen Komponenten des Variabilitätskreises einer Art sind entwickelungsgeschichtlich einander gleichartig, aber morphologisch oder biologisch verschieden. Es kann eine Art, die verschiedene Entwickelungszustände besitzt, gleichzeitig in verschiedenen Formen existieren. Jede dieser Formen aber durchläuft dann dieselben Entwickelungsstadien. Die Formen dieses Kreises sind verhältnismäßig

konstant, sie gehen nicht ohne weiteres ineinander über, und niemals tritt eine regelmäßige Aufeinanderfolge der verschiedenen Formen ein. Ihrer Natur nach sind diese Formen einer Art aber selbst variabel, passen sich äußeren Veränderungen der Lebensbedingungen an und reagieren darauf mit einer Aenderung ihrer morphologischen und biologischen Eigenschaften. Bleiben die Lebensbedingungen die gleichen, so ändert auch die Form nicht ihre Eigenschaften. Die mögliche Zahl der Formen einer Art ist natürlich eine unbeschränkte; neu eintretende Verhältnisse können immer neue Formen hervorbringen. Kehren die alten Verhältnisse wieder, so wird auch die alte Form wieder entstehen; diese Umbildung braucht sich aber nicht plötzlich zu vollziehen, im Gegenteil, meist wird es erst einer längeren Einwirkung der geänderten Lebensbedingungen bedürfen, um eine Aenderung der Form herbeizuführen. Und diese Aenderung wird sich allmählich, nicht ruckweise vollziehen. Ein augenfälliges Beispiel dafür ist der Bacillus prodigiosus. Frisch aus Luft oder Wasser isoliert, behält er meist lange Zeit hindurch auf alkalischem Agar seine prachtvolle rote Farbe, oft jahrelang, bis die Farbstoffproduktion mehr und mehr abnimmt, weiße Flecke in der Kolonie aufzutreten beginnen und schließlich bei fortgesetzter Uebertragung auf Agar die Kultur weiß bleibt. Impft man die Kultur jetzt auf Kartoffeln oder noch besser Reisboden ab, so erscheint sofort wieder die leuchtend rote Farbe, und von der Kartoffel auf Agar übertragen, wächst der Bacillus wieder rot, meist mehrere Generationen hindurch, bis sich dieselbe Abschwächung der Farbstoffproduktion einstellt. Hat man ihn aber lange Zeit hindurch in seiner weißen Form auf Agar weitergezüchtet, so wächst er auch bei Uebertragung auf Kartoffel anfangs weiß, oft ebenfalls mehrere Generationen hindurch, und erst allmählich beginnt die Farbstoffproduktion wieder damit, daß sich einzelne rote Inseln in der weißen Kolonie einstellen, die bei fortgesetzter Uebertragung auf Kartoffel immer größer werden, bis schließlich die ganze Kolonie wieder rot wird. Ueberträgt man jetzt auf Agar, so wächst die Kolonie nicht rot, sondern weiß, höchstens mit einigen roten Flecken, in der nächsten Generation auf Agar ist aber sicher wieder alles weiß. Erst wenn man die rote Form auf Kartoffel sehr lange fortgezüchtet hat, bleibt sie auch auf Agar wieder rot. Aehnlich wie B. prodigiosus verhalten sich nun sehr viele Pigmentbakterien.

Dieses Verhalten des B. prodigiosus zeigt zunächst an, daß jede Form ihre Eigenschaften mit einer gewissen Zähigkeit festhält, auch wenn die äußeren Lebensbedingungen dem Festhalten dieser Eigenschaften nicht mehr günstig sind. Allmählich werden diese Eigenschaften aber umgeändert, und die neu erworbenen Eigenschaften werden mit gleicher Zähigkeit festgehalten, wenn seit ihrer Erwerbung eine längere Zeit verflossen ist. Ist aber nur eine kurze Zeit seit ihrer Erwerbung verflossen, so werden sie unter geänderten Lebensbedingungen oft sofort wieder aufgegeben. In diesem Falle werden also gewisse, die Form bedingende Eigenschaften um so zäher festgehalten, je länger die diesen Eigenschaften günstigen Lebensbedingungen bestanden haben, sie werden um so rascher wieder abgelegt, je kürzere Zeit die Art unter den entsprechenden Bedingungen gelebt hat.

Aber diese Regel ist nicht allgemein giltig bei der Bildung der Formen. Es giebt auch Arten, bei denen gewisse Formen, wenn sie

überhaupt einmal eine Aenderung erfahren haben, nicht mehr erworben werden können, oder doch wenigstens nicht in einem Zeitraum, der uns bisher bei unseren Beobachtungen zur Verfügung stand. Das Bacterium pneumoniae verliert seine Virulenz auf künstlichem Nährboden schon nach wenig Wochen vollkommen, und es gelingt dann nicht mehr durch wiederholte Uebertragung auf Tiere, diesen Organismus virulent zu machen. Aehnliche Verhältnisse liegen bei der virulenten Form des Milzbrandes vor, und es scheint auch weiße Formen der Pseudomonas violacea und ianthina zu geben, dle das Vermögen der Farbstoffproduktion dauernd verloren haben.

Die Aenderung der Formen in morphologischer Hinsicht, überhaupt der Spielraum, in welchem sich die morphologischen Abweichungen einer Art bewegen können, sind uns fast ganz unbekannt. Wir wissen, daß manche Arten in dieser Beziehung sehr variabel sind, daß namentlich der Organismus der asiatischen Cholera morphologisch sehr verschieden sein kann von der Form, die man sich gewöhnt hat, als den Typus der Art anzusehen, wie er zuerst von R. Koch beschrieben und abgebildet wurde. Aber es giebt auch wohl keine zweite Bakterienart, die so häufig isoliert und von neuem gezüchtet worden ist und bei welcher man gezwungen war, die morphologischen Merkmale so eingehend zu beobachten. Sicherlich sind sehr viele andere Arten, von denen uns bisher eine Verschiedenheit der Formen überhaupt nicht bekannt ist, ebenso variabel, wie der Choleraerreger. Aber weil diese Arten von geringerem Interesse oder leichter von ähnlichen zu unterscheiden sind, hat man meist nicht darauf geachtet. Wenn man die Figur 33 auf Tab. VI betrachtet, so wird man Verschiedenheiten in der Form der Zellen wahrnehmen, daß man sehr wohl an eine Verschiedenheit der Arten glauben könnte; und doch gehören alle in den Variabilitätskreis von Microspira Comma. Die einzelnen Formen dieser einen Art weichen also morphologisch weit mehr voneinander ab, als verschiedene Arten derselben Gattung. Denn selbst wenn man die sehr ähnlichen, namentlich von Dunbar aus Elbwasser isolierten „choleraähnlichen Vibrionen", die nach ihrer Stellung und ihrem Wert als naturhistorische Arten noch sehr zweifelhaft sind, außer acht läßt, so sind doch schon die längst bekannten M. Finkleri, tyrogena, Metschnikoffii in den gewöhnlichen Formen von dem Typus der M. Comma morphologisch weit weniger verschieden, als es die extremen Formen dieser Art unter sich sind.

Ueberhaupt scheint die Variabilität bei den Schraubenbakterien den größten Umfang zu erreichen, auch die echten Spirillen sind der Veränderlichkeit der Formen nicht unbedeutend unterworfen. Am auffallendsten schien mir dies bei dem von Kutscher (12) beschriebenen Spirillum Undula und Sp. volutans. Bei diesen beiden findet man in einer Kultur die verschiedensten Formen, und es gelang Kutscher (12) sogar, zwei konstante Formen aus Spirillum Undula (Sp. Undula majus und Sp. Undula minus) zu züchten.

Indessen so verschiedenartig auch die einzelnen Formen einer Art sein mögen, sie halten sich dennoch immer innerhalb der Grenzen, welche ihnen durch den Charakter der Gattung gezogen sind, niemals wird aus einer Microspira ein Spirillum oder ein Bacillus. Die morphologischen Charaktere einer Art müssen aber naturgemäß so weit gezogen werden, daß alle Formen dieser Art hineinpassen, und da wir vorläufig nur von sehr wenig Arten die Mannigfaltigkeit der Formen

kennen, wird die Diagnose der meisten Arten nach dieser Richtung hin allmählich immer wieder eine Erweiterung erfahren.

Sehr oft bleiben diese Formen des Variabilitätskreises dauernd, sie sind wirkliche Varietäten geworden, wie die morphologisch so verschiedenen Formen der M. Comma, die man bei verschiedenen Fällen und verschiedenen Epidemien gefunden hat. Aber die Beständigkeit dieser Varietäten ist noch eine zweifelhafte, da sich unsere Beobachtung auf einen zu kurzen Zeitraum erstreckt.

Völlig verschieden von diesen innerhalb der Variabilitätsgrenze einer Art befindlichen Formen sind die verschiedenen in den Entwickelungskreis einer Art gehörenden, ausschließlich durch die Verschiedenheit der Gestalt unterscheidbaren und nur verschiedene Abschnitte im Leben einer Bakteriengeneration darstellenden Entwickelungsstadien, die man ebenfalls mit dem Namen „Formen" belegt.

Es ist merkwürdig, daß gerade die Entwickelungsstadien zu der Annahme eines weitgehenden Pleomorphismus bei den Bakterien geführt haben, und daß sie fast stets ins Feld geführt wurden, wenn der Versuch gemacht wurde, die Lehre vom Pleomorphismus durch morphologische oder entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen zu stützen. Wenn der Bacillus subtilis, von der Spore ausgehend, zuerst unbewegliche Keimstäbchen, dann bewegliche Schwärmer bildet, die nach einiger Zeit wieder unbeweglich werden, zu langen Fäden auswachsen, in denen sich Sporen bilden, und wenn sich dieselben Stadien in unzähligen Generationen immer wieder in derselben Reihenfolge entwickeln, so ist darin nichts anderes, als die verschiedenen Entwickelungsstufen, Lebensabschnitte einer Form oder Art zu erblicken, niemals aber Pleomorphismus. Kann man eine Sonnenrose deshalb als pleomorph bezeichnen, weil sie nacheinander die Stadien des Samenkorns, des Keimlings, der beblätterten, der blühenden und fruchttragenden Pflanze durchläuft, oder ein Closterium, dessen Zygosporen und Keimzellen von den gewöhnlichen vegetativen Zellen verschieden sind?

Vielleicht liegt für dieses Bestreben eine Erklärung darin, daß man glaubte, z. B. in den kurzen, fast isodiametrischen Stäbchen, welche sich im Entwickelungskreis vieler Gattungen finden, die sonst lange Stäbchen oder Fäden bilden, wirkliche Kokken zu finden. Man war noch einerseits zu sehr daran gewöhnt, die Cohn'schen Gattungen als vollständig gleichbedeutend mit einer bestimmten Form zu betrachten, andererseits aber nicht hinreichend von dem Entwickelungsgange der Bakterien unterrichtet. Man zog auch, da die Grenzen einer Gattung nicht scharf genug umschrieben waren, diese Grenzen oft an einer falschen Stelle und rechnete zu den Mikrokokken beispielsweise auch den Bacillus prodigiosus, überhaupt vielfach Arten mit elliptischen oder sehr kurz-stäbchenförmigen Zellen. Es gab eben thatsächlich zwischen Micrococcus und Bacterium keine scharfe Grenze nach der damaligen Auffassung, dem einen galt als kurzes Stäbchen, was dem anderen schon als Micrococcus erschien. Zerfiel nun ein langes Stäbchen am Ende der Vegetationsperiode in kurze ellipsoide oder fast isodiametrische Zellen, die ja thatsächlich bei der oft sehr geringen Größe kaum von Kugeln zu unterscheiden sind, so schien damit der Beweis erbracht, daß Stäbchen, also Bacterium- resp. Bacillusarten in Kugeln, Mikrokokken zerfallen könnten. Aehnlich verhielt es sich nun

mit den anderen bei den Bakterien beobachteten Zellformen; sie alle sollten beliebig ineinander übergehen können, und Gattungen, die sich nach Formen charakterisieren, würden damit unmöglich gewesen sein.

Wenn sich nach dieser Richtung wirklich ein Pleomorphismus bei den Bakterien vorfände, so müßten die einzelnen Entwickelungsformen nicht immer genau in der gleichen Reihenfolge auftreten; es müßten sich mindestens mehrere Entwickelungskreise von wenn auch noch so geringfügiger Verschiedenheit auffinden lassen, so daß, um bei dem oben angeführten Beispiel des Bacillus subtilis zu bleiben, dem einen Kreis etwa das Glied der schwärmenden Stäbchen, dem anderen das der ruhenden Fäden fehlte. So wäre wenigstens eine Verschiedenheit in der Entwickelungsgeschichte vorhanden, und man könnte von einem gewissen Pleomorphismus reden. Bei den Uredineen wird der Pleomorphismus dadurch bedingt, daß diese Pilze mehrere nebeneinander oder nacheinander auftretende völlig verschiedene Entwickelungskreise von Spore zu Spore besitzen. Etwas derartiges fehlt den Bakterien aber vollständig, und es ist unrichtig, die einfache Entwickelung eines Bacteriums innerhalb seines regelmäßigen Lebenslaufes als Pleomorphismus zu bezeichnen.

Die Formen, welche die verschiedenen Entwickelungsstadien eines Bacteriums darbieten, sind gegenüber den Formen des Variabilitätskreises insofern inkonstant, als sie sich bei dem einzelnen Individuum nur, solange dieses das betreffende Stadium durchläuft, vorfinden. Sie sind aber insofern absolut konstant, als sie sich bei allen Generationen und allen Formen des Variabilitätskreises in demselben Entwickelungsstadium unter allen Umständen einfinden. Nur durch künstliche Maßregeln, durch die unnatürlichsten Lebensbedingungen ist man imstande, eines der Glieder des Entwickelungskreises zeitweilig auszuschalten. Es gelingt z. B., wie erwähnt, die Sporenbildung beim Milzbrandbacterium durch gewisse Kulturmethoden so weit zu unterdrücken, daß er viele Generationen hindurch, vielleicht sogar dauernd die Fähigkeit der Sporenbildung verliert. Wir erhalten dann gewissermaßen eine pathologische Form, wie wir sie bei höheren Pflanzen durch gärtnerische Kunstgriffe häufig erhalten haben. Die Centifolie ist ebenfalls ihrer Samenproduktion verlustig geworden und doch stammt sie zweifellos von samentragenden Rosenarten ab.

Die Formen der Entwickelungskreise sind aber auch insofern konstant, als ihre Zahl bei jeder Art eine beschränkte, unveränderlich bestimmte ist, es treten keine neuen hinzu, und es werden keine Formen durch andere ersetzt. Auch die Reihenfolge der Formen ist eine durchaus gesetzmäßige, eine Form kann nicht beliebig, das eine Mal am Anfang, das andere Mal in der Mitte oder am Ende des ganzen Kreises auftreten, wohl aber kann es durch äußere Bedingungen dazu kommen, daß irgend ein beliebiges Entwickelungsstadium zeitlich alle anderen bei weitem überdauert, oder daß sich wenigstens die betreffende Art außerordentlich viel länger in diesem Stadium befindet als in irgend einem andereren.

Ein in der Natur begründeter Fall dieser Art ist die lange Dauer des Sporenzustandes, in dem sich eine Art unter ungünstigen Verhältnissen oft viele Jahre befinden kann. Einen anderen Fall der zeitlichen Verlängerung eines Entwickelungsstadiums kann man sehr leicht künstlich herbeiführen, indem man z. B. schwärmende Stäbchen

von B. subtilis fortwährend, ehe sie zur Fadenbildung gelangen, auf neue Nährböden überträgt; sie bleiben dann eben Schwärmer und wachsen nicht zu Fäden aus. Denn auch die Entwickelungszustände sind selbstverständlich von äußeren Bedingungen abhängig, insbesondere von Ernährungs- und Temperaturverhältnissen.

So regelmäßig sich nun der Entwickelungsgang bei ein und derselben Art gestaltet, so verschieden kann er bei den verschiedenen Arten der Bakterien sein. Am einfachsten ist er natürlich bei den Kokkaceen, wo sich nur durch die Teilungsvorgänge Verschiedenheiten herausstellen. Die Sporenbildung ist bei dieser Familie so selten, daß man die wenigen Fälle, in denen sie beobachtet worden ist, außer acht lassen kann. Wesentlich komplizierter ist er dagegen bei den Stäbchenbakterien, und hier kann er selbst bei nahe verwandten Arten sehr verschieden sein. Einen schon sehr weit differenzierten Entwickelungsgang besitzt Bacillus subtilis (Fig. 39, Tab. II). Die ruhende Spore (*a*) entwickelt sich zu dem unbeweglichen Keimstäbchen (*b*, *c*), und dieses geht in den Schwärmzustand (*d*, *e*) über. Allmählich kommt es zur Ruhe (*f*), teilt sich und wächst zu einem langen, gegliederten Faden (*g*) aus, indem sich schließlich wieder Sporen bilden (*h*) die nach dem Zerfall der sie umschließenden Zellwände des Fadens wieder frei werden. Anders verläuft der Vorgang bei Bacillus oedematis maligni. Auch hier finden sich ruhende Sporen, unbewegliche Keimstäbchen und Schwärmer, aber die Schwärmer kommen zunächst nicht zur Ruhe und bilden vor der Sporenbildung keine langen Fäden, sondern höchstens wenigzellige Stäbchen, in denen sich die Sporen während des Schwärmens bilden. Ganz anders verhält sich wieder Bacterium anthracis. Die ruhende Spore bildet unbewegliche Keimstäbchen, aus denen keine Schwärmer hervorgehen, sondern gleich Fäden, in denen sich die Sporen entwickeln. Bacillus Zopfii besitzt keine Sporen, aus der ruhenden vegetativen Zelle entwickelt sich anfangs ein ruhendes, später bewegliches Stäbchen, welches zunächst kurze, bewegliche Ketten, später längere, unbewegliche, oft verschlungene Fäden bildet. In diesen Fäden bilden sich keine Sporen, sondern die ursprünglich scheinbar unseptierten Fäden beginnen deutliche Teilungswände zu zeigen, es bilden sich lange Stäbchen, aus diesen kürzere, welche schließlich in nahezu isodiametrische Glieder, fälschlich als „Kokken" oder Arthrosporen bezeichnet, zerfallen. In diesem Zustande findet eine weitere vegetative Vermehrung nicht mehr statt, sondern diese kürzesten Zellen, welche jetzt auftreten, sind eben der Ausdruck dafür, daß alle eingeleiteten Zellteilungen abgeschlossen sind und ein Wachstum nicht mehr stattfindet.

Beim Bacillus typhi abdominalis ist der Umfang des Entwickelungskreises noch weit einfacher; die ruhende vegetative Zelle wird zu einem schwärmenden Stäbchen, welches wiederholte Teilungen durchmacht, ohne zur Ruhe zu kommen, längere Fäden zu bilden oder Sporen zu entwickeln, bis sich schließlich am Ende der Vegetationsperiode wieder ruhende vegetative Zellen vorfinden.

Ganz ähnlich verlaufen die Entwickelungsgänge der verschiedenen Schraubenbakterien, wesentlich anders dagegen bei den Chlamydobacteriaceen.

§ 4. Formenreiche und einförmige Bakterienarten.

Wenn man von formenreichen Bakterienarten spricht, so kann nach dem gewöhnlichen Gebrauch dieses Wortes zweierlei darunter verstanden werden, einmal der Reichtum einer Art an verschiedenen in dem Gang der Entwickelung regelmäßig aufeinander folgenden, für bestimmte Stufen der Entwickelung charakteristische Formen, dann aber auch das Vorhandensein von Formen, welche zwar gleichen Entwickelungsstufen entsprechen, aber morphologische oder biologische Verschiedenheiten zeigen. Gewöhnlich wird eine Unterscheidung in dieser Hinsicht, wenn auch mit Unrecht, nicht gemacht, und formenreiche Arten bedeuten ganz allgemein solche, welche in mehr oder minder zahlreichen morphologisch oder biologisch verschiedenen Formen beobachtet wurden.

Sieht man zunächst von diesem angedeuteten Unterschied ab, so giebt es thatsächlich einige sehr formenreiche Arten, namentlich unter den Scheidenbakterien, ferner eine sehr große Anzahl zwar nicht gerade formenreicher, aber doch auch nicht einförmiger Arten, während nur eine verhältnismäßig kleine Gruppe von Bakterien durchaus einförmig ist. Zu diesen letzteren gehören die Mikrokokken.

Wenn man aber von der Einzelzelle absieht und auch die Zellverbände oder die zufällige Aneinanderlagerung der Zellen berücksichtigt, wie dies vielfach geschehen ist, so giebt es, streng genommen, überhaupt keine einförmigen Arten. Hier eine richtige Grenze zu ziehen, ist sehr schwer; ob man die Diplokokkenform neben den Einzelkokken als selbständige Form ansieht und Arten, denen beide zukommen, nicht mehr als einförmig betrachten will, scheint Sache der subjektiven Anschauung und nicht ohne weiteres zu entscheiden zu sein. Gerade aber hierauf und auf den weiteren Konsequenzen, die man von seinem Standpunkte aus zieht, ist ein Teil der Lehre vom Pleomorphismus aufgebaut, und es ist deshalb nicht zu vermeiden, diese Punkte einer kurzen Erörterung zu unterziehen.

Die Einzelzelle ist bei den Bakterien unter allen Umständen ein Individuum; alle Lebensprozesse können sich selbständig in ihr abspielen. Teilt sich die Zelle, so entstehen zwei Individuen, deren jedes die gleichen Funktionen wie die Mutterzelle ausübt, sie sind dieser also vollkommen gleich, wobei es natürlich gleichgiltig ist, ob dieselben nach der Teilung verbunden bleiben oder sich voneinander trennen. Bei Arten, welche während der Teilung aktives Bewegungsvermögen besitzen, findet eine Trennung in der Regel statt, wenn auch nicht immer sofort nach der Teilung, sondern mitunter erst später. Bei Arten, welche entweder überhaupt unbeweglich sind oder im Zustande der Teilung wenigstens keine Bewegung zeigen, kommt es vielfach nicht mehr zur Trennung der Zellen, sondern zur Bildung von Zellverbänden. Diese Zellverbände sind aber sehr ungleichwertig. Bei manchen Arten wird die Bildung der Zellverbände nur dadurch bedingt, daß die Zellen durch keine äußere Veranlassung aufgelöst werden, wie dies bei der Staphylococcusform der Fall ist. Ein leichter Druck mit dem Deckgläschen genügt beispielsweise, um diese Art der Zellverbände zu vernichten; es sind also eigentlich keine Zellverbände, sondern zufällige Zusammenlagerungen einzelner Zellen. Eine andere Gruppierung der Zellen zu Verbänden kommt dadurch

zustande, daß beim Wachstum gewisser Arten in bestimmten Nährsubstraten Schleimhüllen um die Zellen entstehen, die nicht aufgelöst werden und deshalb bei fortgesetzter Zellteilung die Zellen in bestimmter Anordnung zusammenhalten, was beim Wachstum in anderen Nährsubstraten, in denen die Schleimhüllen entweder nicht gebildet werden oder nach der Bildung sofort gelöst werden, nicht eintritt. Ein Beispiel hierfür ist Sarcina aurantiaca. Drittens können Zellverbände dadurch entstehen, daß sich zwar eine Teilung der Zellen durch Querwände vollzieht, daß diese Querwände aber thatsächlich nur Scheidewände zwischen zwei Zellen sind und sich eine vollkommene Trennung der Zellen auf einer gewissen Entwickelungsstufe niemals vollzieht, auch durch keinerlei Aenderung der Lebensbedingungen hervorgebracht werden kann. Diese Form der Zellverbände, die namentlich als Fadenbildung auftritt, ist also eine im Entwickelungsgang der Art begründete; sie tritt bei vielen sporenbildenden Arten (bei B. subtilis, Bact. anthracis u. a.) vor der Sporenbildung auf. Schließlich kommt bei den am höchsten entwickelten Bakterien noch eine vierte Form der Zellverbände hinzu, die Form der bescheideten Fäden, die sich von der dritten dadurch unterscheidet, daß die zu Fäden vereinigten Zellen noch von einer gemeinsamen Scheide umhüllt werden.

In allen diesen Fällen bleibt die Individualität der Einzelzelle vollkommen bestehen; auch bei den höchst entwickelten Scheidenbakterien stellt jede Zelle ein Individuum vor. Nichtsdestoweniger leuchtet sofort nach dem Gesagten ein, daß das Verhältnis der einzelnen Zellen zu einander in den genannten vier Arten der Zellverbände ein ganz verschiedenes ist. In den beiden ersten Fällen besteht keine organische Verbindung der benachbarten Zellen miteinander, in den beiden letzten sind die Zellen organisch miteinander verbunden, die Scheidewand gehört beiden Zellen gemeinschaftlich, und eine Trennung ist nur durch Gewalt und oft nur durch Zerreißung einer Zelle möglich.

Diese Verschiedenartigkeit der Zellverbände ihrem Werte nach ist natürlich auch von Bedeutung dafür, was man als Form anzusehen hat. Die beiden ersteren Arten der Zellverbände stellen hiernach keine Formen dar, während die beiden letzteren als besondere Formen innerhalb des Entwickelungskreises einer Art zu betrachten sind.

Hierzu kommt noch ein Umstand, der ebenfalls von Bedeutung für die Beurteilung der Formen ist. In einer Kultur der Sarcina aurantiaca auf Agar entwickeln sich die übertragenen Zellen nahezu gleichmäßig weiter, sie leben unter den gleichen Bedingungen und würden, wenn sich innerhalb der Entwickelung dieses Organismus verschiedene Stufen erkennen ließen, annähernd gleichzeitig dieselben erreichen. Man findet nun in einer solchen Kultur gleichzeitig nebeneinander Einzelzellen, Diplokokken, Tetrakokken und unregelmäßig gestaltete Zusammenlagerungen. Geht man bei der Kultur von einer Einzelzelle aus, so wird man im Verlauf der Teilung dieser Zelle wieder alle jene Formen finden, und bei der Beobachtung etwa eines Diplococcus wird man wahrnehmen, daß sich dieser bei weiterer Teilung zu Einzelzellen, Tetrakokken, unregelmäßigen Verbänden entwickeln kann. Es liegen hier also nicht einmal individuelle Eigentümlichkeiten vor, daß etwa ein Diplococcus immer wieder Diplokokken erzeugt, sondern es sind einfache Folgen der Zellteilungen, die nicht

das Mindeste mit verschiedenen Formen zu thun haben. Dabei kann selbstverständig das Vorherrschen von Diplokokken oder Tetrakokken für die eine oder andere Art charakteristisch sein, aber es wird dadurch keine Form dieser Art repräsentiert.

Ganz anders verhalten sich auch hierbei die beiden letzteren Arten der Zellverbände. Bei Bacillus subtilis kommen die schwärmenden Stäbchen zur Ruhe und wachsen zu Fäden aus, indem die vorher sich voneinander trennenden Zellen verbunden bleiben. In dieses Stadium treten die Stäbchen einer Kultur gleichzeitig ein, mit den geringen Unterschieden, die durch die Verschiedenheiten, wie sie selbst in den einzelnen Punkten einer Reinkultur immer vorhanden sind, bedingt werden. Mag man nun von einem Faden, von einem Schwärmer oder einer Spore ausgehen, immer tritt nach einer bestimmten Reihenfolge wieder die Fadenform auf. Hier sind es also regelmäßige Zustände, die unabhängig von der Individualität unter normalen Verhältnissen auf einer bestimmten Entwickelungsstufe immer wiederkehren und eine Form im Lebenslauf der Art repräsentieren.

Freilich sind die Zellverbände nicht durchweg so leicht unter eine der hier beschriebenen Arten zu bringen, nicht nur weil sie selten so typisch sind, sondern ganz besonders auch deshalb, weil die meisten Bakterienarten überhaupt noch gar nicht entwickelungsgeschichtlich untersucht sind. Es giebt Sarcinaarten, welche außerordentlich große, regelmäßige Pakete bilden, in denen die Zellen einen sehr festen Zusammenhang besitzen. Aber dieser Zusammenhang bleibt ihnen dann auch in der Regel vom Beginn des Wachstums bis zum Aufhören und bis zum Absterben der Kultur; auch dies hat also nichts mit dem Vorhandensein von Formen innerhalb einer Art zu thun.

In einem anderen Falle ist die Entscheidung der Frage, ob es sich um verschiedene Formen einer Art handelt oder nicht, wesentlich schwieriger. Bei Streptococcus erysipelatos kommen beispielsweise in Kulturen verschiedener Abstammung Ketten von sehr ungleicher Länge vor. In der einen Kultur zeigen sich Ketten von fast durchweg auffallender Länge, die sich oft durch das ganze Gesichtsfeld ziehen, in der anderen Kultur dagegen treten mit gleicher Regelmäßigkeit nur Ketten aus wenig, 3—8 Gliedern auf. Häufig bleibt diese Verschiedenheit auch bei weiterer Fortzüchtung der Kulturen ziemlich konstant, in anderen Fällen tritt aber schon bei der nächsten Generation eine Verwischung der Unterschiede ein. Hat man nun beide, oder nur eine, oder gar keine dieser Kulturen als Formen anzusehen? Oder handelt es sich nur im ersteren und nicht im letzteren Falle um Formen?

Ich möchte diejenigen Streptokokken, welche dauernd oder doch wenigstens lange Zeit hindurch ihre charakteristischen Eigentümlichkeiten, lange oder kurze Ketten zu bilden, behalten, als Formen betrachten, nicht aber diejenigen, welche womöglich schon in der nächsten Generation diese Eigenschaften verloren haben. Es liegt auf der Hand, daß der Charakter dieser Formen ein wesentlich anderer ist, als derjenige der Fadenform bei B. subtilis, wennschon bei beiden das Verbundenbleiben zu Fäden, also der Zellverband das morphologische Merkmal ist. Bei Bacillus subtilis ist die Fadenform ein regelmäßiges, unveränderliches Glied der Entwickelungweise, an welcher alle Individuen teilnehmen, bei Streptococcus erysipelatos

kommt die Bildung langer oder kurzer Ketten nur je einem Teile der Individuen zu, mit Ausschluß der übrigen, sie ist eine zufällig erworbene Eigenschaft, welche längere oder kürzere Zeit an den betreffenden Individuen und deren Nachkommen haftet. Deshalb handelt es sich hier auch nicht um unveränderliche Formen, sondern um Formen, welche durch Anpassung an besondere Verhältnisse entstanden sind und durch die kürzere oder längere Einwirkung dieser Verhältnisse nur für kürzere oder längere Zeit eine gewisse Konstanz zeigen. Solange diese Eigenschaften bewahrt werden, ist man berechtigt, von verschiedenen Formen zu sprechen; sobald sich aber zeigt, daß die Eigenschaften schon in der nächsten Generation verschwinden, ist natürlich von einer Verschiedenheit der Formen nicht zu reden.

Aehnlich wie in der Länge der Zellreihen bei Streptococcus erysipelatos können sich nun auch Verschiedenheiten in der Gestalt der Einzelzellen einer Art entwickeln, die bei den Nachkommen der verschiedenen Individuen mehr oder weniger regelmäßig wiederkehren und von diesen kürzere oder längere Zeit, scheinbar selbst dauernd beibehalten werden. Dies sind in demselben Sinne Formen, wie man sie in der Floristik für größere Pflanzen annimmt; sie tragen nicht den unveränderlichen Charakter von Varietäten, sondern sind innerhalb längerer oder kürzerer Zeiträume veränderlich und können allmählich ineinander übergehen. Wahrscheinlich sind in diesem Sinne die meisten Bakterien formveränderlich, doch sind die meisten Arten in dieser Richtung noch viel zu wenig untersucht, und bei sehr vielen Arten wird uns eine Formenveränderung bei der gegenwärtigen Beschaffenheit unserer optischen Hilfsmittel noch entgehen. Diese Formveränderung kann bei den Kokkaceen naturgemäßig nur den Durchmesser der Zellen treffen; bei den Stäbchen kann es sich sowohl um Länge und Dicke der Zellen, als auch um die Ausbildung der Enden handeln und bei den Schraubenbakterien kommt hierzu noch die Form der Schraubenwindung. Deshalb können auch die Schraubenbakterien in dieser Hinsicht am formenreichsten sein, und in der That sind hier wiederholt die verschiedenartigsten Formen bei einer Art beobachtet worden. Auch hier muß man sich hüten, individuelle Verschiedenheiten als Formen anzusehen; sie können freilich zu Formen werden, aber erst, wenn sie eine gewisse Stabilität bei fortgesetzter Züchtung erreicht haben. Es ist dies beispielsweise bei dem von KUTSCHER als Spirillum Undula bezeichneten Organismus der Fall, bei welchem in der Kultur nach der Angabe des Autors zwei verschiedene, als major und minor bezeichnete Formen entstanden sind (12).

In ausgeprägtester Weise tritt uns ein Reichtum an Formen bei Microspira Comma, dem Organismus der asiatischen Cholera, entgegen. Die Formen, die von verschiedenen Cholerafällen erhalten worden sind, gleichen sich oft so wenig, daß man glauben könnte, verschiedene Arten vor sich zu haben. Man findet da die echten typischen Kommaformen, die etwa 3mal so lang als breit sind und eine deutliche Krümmung besitzen; andere Formen sind noch kürzer und stärker oder schwächer gekrümmt; wieder andere sind sehr viel länger, oft 6—8mal so lang als dick und können dann entweder deutliche, oft sogar ziehmlich starke Krümmung zeigen oder als fast gerade, kaum merklich gebogene Stäbchen erscheinen. Dabei ist der

Dickendurchmesser ebenfalls außerordentlich verschieden. Nichtsdestoweniger handelt es sich dabei zweifellos um ein und dieselbe Art, wie dies mit Sicherheit aus ihren biologischen Eigenschaften hervorgeht. Diese Formen der M. Comma sind sogar meist sehr konstant und behalten in der Regel auch bei jahrelanger Kultur ihre Eigenschaften bei.

Schließlich, da wir zur Zeit bei der Unterscheidung der Arten noch zumeist auf biologische Merkmale angewiesen sind, müssen wir noch die Formen erwähnen, welche sich zwar morphologisch durchaus gleichen, aber irgend welche Verschiedenheiten hinsichtlich ihrer Lebensäußerungen zeigen.

Am meisten in die Augen fallend sind die farbstoffbildenden und farblos wachsenden Formen einer Art. Der Verlust des Vermögens, Farbstoff zu bilden, vollzieht sich sehr häufig unter unseren Augen, und oft sind die Formen, die einmal keinen Farbstoff mehr bilden, gar nicht oder nur sehr schwer dazu zu bringen, dieses Vermögen wieder zu erwerben. Es kommt aber auch zuweilen vor, z. B. bei Bacillus ianthinus, daß man zuerst eine weiß wachsende Form erhält, namentlich bei Wasseruntersuchungen; daß diese Form nach einer Reihe von Generationen plötzlich violetten Farbstoff entwickelt und diese Eigenschaft auch beibehält.

Ebenso verhält es sich mit der Thätigkeit der Bakterien, durch welche eine Zersetzung des Nährbodens bewirkt wird; auch diese ist in ihrer Art und Weise Schwankungen unterworfen. Bakterien, welche bei ihrem Auffinden Gelatine verflüssigen und bei fortgesetzter Kultur dies in immer geringerem Grade thun, schließlich gar nicht mehr, sind keine Seltenheiten, ebenso ist der umgekehrte Fall beobachtet worden. Man kann auch, wie an anderer Stelle erwähnt, durch systematische fortgesetzte Auswahl der extremsten Kolonien von Plattenkulturen schließlich ganz verschiedene Formen hinsichtlich des Verflüssigungsvermögens erhalten. Nicht minder ist der Grad der Säure- oder Alkalibildung, die Bildung der verschiedensten Stoffwechselprodukte, selbst die Intensität des Wachstums innerhalb ein und derselben Art sehr variabel und kann zur Bildung biologischer Formen führen.

Bei den pathogenen Arten kommt hierzu noch die Erscheinung, daß diese Bakterien in der Kultur häufig ihre Virulenz verlieren, obgleich ihr Wachstum durchaus normal ist. Man hat es also hier gegenüber den typischen virulenten Formen mit avirulenten zu thun. Auch Zwischenstufen giebt es selbstverständlich, und es giebt Arten, wie das Milzbrandbacterium, bei welchen man künstlich alle denkbaren Grade in der Abschwächung der Virulenz erzielen kann.

Diese Bakterienart ist auch noch dadurch interessant, daß man bei ihr eine asporogene Form erhalten hat. Wenn es auch wahrscheinlich ist, daß man durch ähnliche Mittel bei den meisten anderen sporenbildenden Arten zu gleichen Resultaten kommen wird, so ist meines Wissens doch nur bei dieser Art der Versuch bisher gemacht worden. Es würde dann hier aus der normalen Kette ein entwickelungsgeschichtlich hochbedeutsames Glied künstlich eliminiert worden sein. Indessen ist es noch unbekannt, ob nicht nach einiger Zeit die Fähigkeit der Sporenbildung wieder eintritt. Jedenfalls ist es Thatsache, daß diese asporogene Form des Milzbrandbacillus zahlreiche Generationen hindurch nicht imstande gewesen ist, Sporen zu

bilden, obgleich die äußeren Umstände die denkbar günstigsten waren.

Alle diese nicht in den Entwickelungskreis einer Art gehörenden und dann nur durch künstliche Eingriffe in die normalen Lebensbedingungen zu eliminierenden Formen sind durchaus nicht dauernd konstant, sondern je nach den äußeren Lebensbedingungen innerhalb eines längeren oder kürzeren Zeitraumes wieder veränderlich. Es ist jedoch charakteristisch, daß eine Form, je länger sie, durch äußere Verhältnisse begünstigt, ihre Eigentümlichkeit bewahrt hat, um so schwerer dieselben unter anderen Verhältnissen aufgiebt, daß sich also ein gewisses Beharrungsvermögen in der einmal eingeschlagenen Richtung der Entwickelung ausbildet.

Faßt man nun diese verschiedenen Arten von Formen zusammen, ohne auf den verschiedenen Charakter derselben Wert zu legen, so läßt sich wohl behaupten, daß es nur sehr wenig Bakterienarten geben wird, die absolut einförmig sind. Inwieweit aber die einzelnen Arten verschiedene Formen zu bilden vermögen, muß der weiteren Forschung vorbehalten bleiben, unsere gegenwärtige Kenntnis davon ist im höchsten Grade lückenhaft.

Litteratur.

1) *Amtlicher Bericht über die 33. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Bonn* 1857 (1859).
2) **Béchamp, A.**, *Les Microzymas, Paris* 1883.
3) **Billroth**, *Untersuchungen über die Vegetationsformen von Coccobacteria septica, Berlin* 1874
4) **Bonnet, Charles**, *Considérations sur les corps organisés T. II, Amsterdam* 1762
5) **Buchner, H.**, *Ueber die experimentelle Erzeugung des Milzbrandcontagiums aus den Heupilzen. Nägeli's Untersuch über niedere Pilze.* 1882.
6) **Buchner**, *Referat in Centralbl. f. Bakteriol. Bd. VI* 1889 *p.* 108.
7) **Büsgen, M.**, *Kulturversuche mit Cladothrix dichotoma, Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch. Bd. XII* 1894 *p.* 147.
8) **Cienkowski, L.**, *Zur Morphologie der Bakterien, Mém. des l'Acad. imp. de sc. de St. Pétersbourg VII Sér. XXV No.* 2.
9) **Cohn**, *Untersuchungen über Bakterien. IV. Beiträge zur Biologie der Bacillen, Beitr. z. Biol. der Pflanzen Bd. II* 1876 *Heft* 2.
10) **Hallier, Ernst**, *Die Pestkrankheiten (Infektionskrankheiten) der Kulturpflanzen, Stuttgart* 1895.
11) **Hueppe, F.**, *Untersuchungen über die Zersetzungen der Milch durch Mikroorganismen, Mitteil. aus dem Kais. Gesundheitsamt Bd. II* 1884.
12) **Kutscher.** *Spirillum Undula minus und Spirillum Undula majus, Centralbl. f. Bakteriol. Bd. XVIII* 1895 *p.* 614.
13) **Lüpke, F**, *Zur Morphologie des Milzbrandbacillus, Repert. f. Tierheilk. Bd. LII* 1891 *p.* 71.
14) **Metschnikoff, El.**, *Contributions à l'étude du pléomorphisme des bactéries, Ann. d. l'Inst. Pasteur* 1889 *p.* 61.
15) — — *Note sur le plémorphisme des bactéries, Ann. de l'Inst. Pasteur T. III* 1889 *p.* 265.
16) **Nägeli, C.**, *Gattungen einzelliger Algen*, 1848.
17) — — *Die niederen Pilze in ihren Beziehungen zu den Infektionskrankheiten und der Gesundheitspflege*, 1877.
18) — —, *Untersuchungen über niedere Pilze, München* 1882.
19) **Needham**, *New microscopial discoveries, London* 1745.
20) **Spalánzani, L.**, *Physikalische und mathematische Abhandlungen, Leipzig* 1769.
21) **Wiegand, A.**, *Entstehung und Fermentwirkung der Bakterien, Marburg* 1884.
22) **Winogradsky, S.**, *Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Bakterien. I. Zur Morphologie und Physiologie der Schwefelbakterien*, 1888.

23) **Winogradsky, S.**, *Sur le pléomorphisme des bactéries, Ann. de l'Inst. Pasteur T III* 1889.
24) **Zopf, W.**, *Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen über Crenothrix polyspora*, 1879.
25) — — *Ueber den genetischen Zusammenhang der Spaltpilzformen, Monatsber. d. Königl. Akad. d. Wissensch. zu Berlin, März* 1881.
26) — — *Zur Morphologie der Spaltpflanzen*, 1882.
27) — — *Die Bakterien, I. Aufl.* 1884, *III. Aufl.* 1885.

7. Kapitel. Stellung der Bakterien im System.

Sind die Bakterien Tiere oder Pflanzen? Diese Frage ist in früherer Zeit ohne weiteres zu Gunsten des Tiercharakters, in neuerer Zeit zu Gunsten des Pflanzencharakters entschieden worden. Und doch dürfte es schwierig sein, ihre Thier- und Pflanzennatur so ohne weiteres festzustellen.

Indessen muß man nach dem gegenwärtigen Stand unseres Wissens daran festhalten, daß sie ihre nächsten lebenden Verwandten unter den Pflanzen haben und deshalb folgerichtig auch zu den Pflanzen gestellt werden müssen. Denn daß sie sich innig gewissen Spaltalgen anschließen und von dieser Pflanzengruppe in einigen Uebergangsformen kaum scharf zu trennen sind, dürfte gegenwärtig wohl kaum von jemand bestritten werden. Auf diese Verwandtschaftsverhältnisse ist in früheren Kapiteln wiederholt näher eingegangen worden, sodaß der Hinweis hierauf genügt. Mit den Spaltalgen zeigen sie auch insofern die größte Uebereinstimmung, als beiden ein Zellkern, wie er bei höheren Pflanzen vorkommt, fehlt und nur bei einem Teil von ihnen durch ein Organ, welches vielleicht einen rudimentären Zellkern darstellt, ersetzt ist. Gerade aber dieses Organ scheidet auch die eigentlichen Bakterien von den Spaltalgen am deutlichsten, es fehlt den ersteren und kommt den letzteren ausnahmslos zu. Allerdings zeigen einige gegenwärtig den Bakterien zugezählte Organismen ebenfalls einen Centralkörper; aber es handelt sich hier um Formen, die ebensowenig echte Bakterien sind als Spaltalgen und die man nur aus Mangel an besserer Kenntnis ihres Wesens zunächst noch bei den Bakterien unterbringen muß, wie beispielsweise viele der roten Schwefelbakterien.

Ein zweiter allgemeiner Unterschied gegenüber den Spaltalgen liegt in der Sporenbildung. Wo eine solche bei den Bakterien vorkommt, ist sie ausschließlich endogen, während die Spaltalgen nur Arthrosporen zu bilden vermögen. Die Arthrosporenbildung ist entwickelungsgeschichtlich als die fortgeschrittenere Form zu betrachten, denn es werden von ihr nur gewisse neben den vegetativen gebildete Zellen getroffen, es hat sich im Zellverband also bereits eine Gliederung in einen vegetativen und einen fruktifikativen vollzogen. Bei den Bakterien dagegen ist eine solche Trennung in vegetative und fruktifikative Zellen nicht vorhanden, es gehen vielmehr am Ende einer Vegetationsperiode die ersteren sämtlich in die letzteren über. Auch bei der Gonidienbildung der höheren Bakterienformen ist es nichts anderes als eine Umwandlung der vegetativen Zellen in Gonidien.

Die endogene Sporenbildung der Bakterien ist wiederholt mit der Cystenbildung niederer Flagellaten in Beziehung gebracht worden, und man hat gerade die Analogie dieser Vorgänge als einen Beweis dafür

angesehen, daß zwischen Flagellaten und den endosporen Bakterienformen eine gewisse Verwandtschaft bestehe.

Die beiden einzigen Flagellaten, bei denen eine der Endosporenbildung ähnliche Encystierung vorkommt, sind die von CIENKOWSKY beobachteten Monas Guttula und Chromulina nebulosa. Auch bei diesen bildet sich die Dauerzelle, wie bei den Bakterien, im Innern der Mutterzelle, indem sich ein Teil des Zellinhaltes mit einer Membran umgiebt, während der andere Teil des Plasmas mit den Vakuolen nicht mit verwendet wird, sondern samt der Mutterzellhaut zerfällt. Die Cysten sind freilich den Bakteriensporen wenig ähnlich; sie besitzen einen kurzen, dicken, halsartigen Fortsatz, sind von einer dicken, einfachen Hülle umgeben, und die Oberfläche derselben ist wenigstens bei Chromulina noch mit einigen meridionalen, schwach erhabenen Reifen versehen.

Bei den von L. KLEIN beschriebenen Sumpfwasserbakterien findet bezüglich der Endosporenbildung die verhältnismäßig größte Aehnlichkeit mit der Cystenbildung der genannten Flagellaten statt. Auch hier wird nur ein Teil des Plasmas zur Bildung der Sporen verwendet. Aber der Unterschied in der Bildung der Dauerzellen ist doch ein beträchtlicher, ganz abgesehen von der schließlichen Gestalt derselben. Hier bringt schon die innere Organisation der Flagellatenzelle mit Kern und pulsierenden Vakuolen Verhältnisse mit sich, die kein Analogon in der Bakterienzelle finden. Aber die Cystenbildung der beiden Flagellatenformen ist auch in vielen Punkten nicht hinreichend klargestellt, und noch manche Einzelheiten, die zur Vergleichung mit der Endosporenbildung wünschenswert wären, fehlen. Auch die Keimungsgeschichte fehlt.

Aber ein Analogon hat die Endosporenbildung dennoch im Pflanzenreiche, und wie ich glaube, ist in diesem Falle noch eine größere Uebereinstimmung vorhanden als mit der Cystenbildung der Flagellaten, nämlich die Endosporen- oder, wenn man will, Askosporenbildung bei den Saccharomyceten. Werden auch bei den letzteren in der Regel mehrere Sporen in einer Zelle gebildet, so trifft man doch auch häufig genug auch nur eine Spore an, und andererseits sind, allerdings nur sehr wenige, Bakterienarten bekannt, bei denen auch 2 Sporen in einer Zelle gebildet werden können (B. inflatus KOCH, B. Ventriculus KOCH, Grüne Kaulquappenbacillen FRENZEL). Die Keimung der Hefesporen ist freilich eine andere und entspricht eben der ganzen Entwickelungsweise der Saccharomyceten.

Aber noch in anderer Hinsicht scheint eine Verwandtschaft zwischen Saccharomyceten und Bakterien zu bestehen. Durch die Gattung Schizosaccharomyces wird die Kluft, die zwischen beiden Gruppen hinsichtlich der verschiedenen Art ihrer vegetativen Zellvermehrung besteht, überbrückt. Die Zellteilung geht bei dieser Gattung bekanntlich in ähnlicher Weise vor sich, wie bei den Bakterien, während sie sich im übrigen den echten Saccharomyceten vollständig anschließt.

Schließlich möchte ich noch hervorheben, daß auch bezüglich der Differenzierung des Plasmakörpers vielleicht kein so fundamentaler Unterschied zwischen beiden Gruppen besteht, als es den Anschein hat. Die Zellkernfrage ist trotz MÖLLER's Untersuchungen, deren Bedeutung ich durchaus nicht unterschätze, bei den Saccharomyceten ebensowenig endgiltig gelöst, wie bei den Bakterien, und jedenfalls

sind die Zellkerne bei ihnen auch nicht so hoch organisiert, wie etwa bei höheren Pilzen und Algen. Mancher Forscher wird vielleicht bei den Saccharomyceten auch vergeblich nach Zellkernen gesucht und nur Dinge gefunden haben, denen er den Wert eines Zellkernes nicht zuerkennen möchte.

Durch die Zellkerne sind im allgemeinen die Flagellaten hinreichend scharf von den Bakterien unterschieden, während sie sonst allerdings manche interessante Aehnlichkeiten aufweisen. Auf die Cystenbildung ist bereits hingewiesen. Zu erwähnen wären noch die Bewegungsorgane, die Geißeln, welche bei Bakterien und Flagellaten eine allerdings nur äußerliche Uebereinstimmung besitzen. Schon der Bau und die Art der Anheftung ist bei beiden recht verschieden. Bei den Flagellaten gehen sie unzweifelhaft von dem Protoplasma der Zelle aus und durchbrechen die Membran, welche an der betreffenden Stelle gewöhnlich eine geringe Verdickung zeigt; bei den Bakterien sind sie von der Membran selbst ausgehende Bildungen, die mit dem eigentlichen Zellplasma wahrscheinlich überhaupt nicht direkt zusammenhängen. Bei den ersteren erscheinen sie an der Basis stärker, nach der Spitze zu verjüngt, bei manchen Arten auch noch mit zahlreichen kleinen, haarförmigen Anhangsorganen besetzt. Bei den letzteren sind sie stets glatt und vom Anfang bis zum Ende nahezu gleichstark. Außerdem ist die Zahl der Geißeln bei den Flagellaten eine völlig konstante für jede Art; bei den Bakterien kann sie häufig beträchtlichen Schwankungen unterliegen, namentlich wenn sie über den ganzen Körper zerstreut stehen.

Die gleichen Unterschiede bestehen auch im allgemeinen zwischen Bakterien und Schwärmsporen höherer Algen und Pilze.

Gegenüber den Spaltalgen bildet die Geißelbewegung ebenfalls einen ziemlich allgemeinen Unterschied. Wo Beweglichkeit bei den Bakterien vorhanden ist, wird sie durch Geißeln bewirkt, ausgenommen die überhaupt besser den Spaltalgen zuzurechnende Beggiatoa und vielleicht Spirochaete, über deren Bewegungsorgane noch völlige Unklarheit herrscht. Bei den wenigen beweglichen Spaltalgen scheint aber eine Bewegung durch Geißeln nicht vorzuliegen.

Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Bakterien lassen sich also nach drei Richtungen verfolgen. Mit den Spaltalgen, ihren nächsten Verwandten, stimmen sie hauptsächlich in der Form, in der vegetativen Vermehrung und in der niedrigen Organisation des Protoplasten überein, unterscheiden sich aber durch den Mangel des Phycocyans und des Centralkörpers, durch die Art der Sporenbildung und durch die Form der Bewegungsorgane.

Zu den Saccharomyceten leiten nur einige Formen, die Arten der Gattung Schizosaccharomyces, in der Art der Zellteilung über. Auch in der geringen Differenzierung des Protoplasten, sowie in der Form der Sporenbildung lassen sich gewisse Analogien nicht verkennen.

Die Verwandtschaft mit den Flagellaten ist nur eine scheinbar große, durch die Beweglichkeit und eine äußere Aehnlichkeit der Bewegungsorgane sich so darstellende. In Wirklichkeit besteht zwischen beiden Gruppen schon durch die hohe Organisation der Flagellatenzelle eine weite Kluft, und die Cystenbildung bei den letzteren ist ein Vorgang, der doch nur eine sehr entfernte Aehnlichkeit mit der Sporenbildung besitzt.

Direkte Uebergänge zeigen die Bakterien nur zu den Schizophyceen durch die Gattungen Beggiatoa und Spirochaeta. Die erstere ist trotz ihrer Farblosigkeit mit den Oscillarien viel näher verwandt als mit irgend einer Spaltpilzgruppe; der innere Bau und die Art ihrer Bewegung kennzeichnet sie als eine farblose Oscillarie. Spirochaeta dagegen schließt sich fast ebenso eng an Spirulina an; beide Gattungen sind jedoch hinsichtlich ihres Baues und ihrer Bewegung noch nicht so weit untersucht, um ihre gegenseitigen Beziehungen richtig würdigen zu können.

Eine eigentümliche Stellung scheinen THAXTER's Myxobacteriaceen einzunehmen; ich kann mich zunächst, nachdem ich der Liebenswürdigkeit des Autors lebendes Material verdankte, noch nicht entschließen, sie den echten Bakterien zuzurechnen; sie sollen jedoch im II. Bande anhangsweise eingehend erörtert werden, zumal meine eigenen Untersuchungen über diese interessanten Organismen noch eine längere Zeit in Anspruch nehmen werden. Ebenso werden dort noch einige andere zweifelhafte Bakterien zu behandeln sein, die hier zunächst außer Betracht bleiben können.

Seitdem durch WINOGRADSKI's Untersuchungen über die Organismen der Nitrifikation festgestellt, daß es Bakterien giebt, die sich ohne organische Substanzen ernähren können, fällt der Grund weg zu Gunsten der Ansicht, daß die Bakterien erst nach dem Vorhandensein anderer Organismen aufgetreten sein können, weil sie zu ihrem Leben bereits organische Substanz brauchten. Es wurde diese Ansicht gewöhnlich mit Bezug auf die Spaltalgen ausgesprochen und also erklärt, daß die Spaltalgen vor den Bakterien aufgetreten seien und daß die letzteren gewissermaßen als die farblos, parasitisch und saprophytisch gewordenen Vettern der ersteren aufzufassen seien. Mit BÜTSCHLI fasse ich die Bakterien als die einfacheren, ursprünglicheren Formen der Schizophyten auf, die Spaltalgen als die höher organisierten, fortgeschritteneren, weil sich bei ihnen bereits ein demjenigen höherer Pflanzen ähnliches Organ für die Assimilation findet.

Daß wir in den Spaltpflanzen die niedersten uns bekannten Organismen zu suchen haben, dürfte wohl zweifellos sein, ich glaube aber, daß sie noch immer viel zu hoch organisiert sind, um als die Urwesen gelten zu können. Eine Sonderung in Plasma und Membran, wie sie bei den Bakterien so scharf durchgeführt ist, dürfte den hypothetischen Urwesen kaum zuzuschreiben sein.

Verliert sich also der Anfang, die Abstammung der Bakterien in ein undurchdringliches Dunkel, so sind uns andererseits verwandtschaftliche Beziehungen zu verschiedenen Gruppen des Tier- und Pflanzenreiches besser bekannt.

Ich bin der Ansicht, daß es sich bei den Bakterien um eine Pflanzengruppe handelt, welche einen gemeinsamen Ursprung hat und daß ihre phylogenetische Entwickelung nicht von zwei ganz verschiedenen Stämmen ihren Ausgang genommen hat, wie es manche Vertreter der Einteilung in endo- und arthrospore Formen annehmen. Es würde sich sonst nicht erklären lassen, daß wir beispielsweise in einer so scharf umschriebenen Gattung, wie Sarcina, Formen mit und ohne Endosporenbildung finden. Es müßten sich da, von zwei verschiedenen Stämmen ausgehend, zwei morphologisch ganz gleichartige, phylogenetisch aber ganz ungleichartige Formen gebildet haben, was ja möglich, aber durchaus unwahrscheinlich ist. Noch unwahr-

scheinlicher wird diese Annahme aber dadurch, daß wir dieselbe Erscheinung auch bei allen übrigen Formen der Bakterien, bei den eigentlichen Mikrokokken, bei den Stäbchen und bei den Schraubenbakterien wiederfinden, und selbst wenn wir diese nur als Formengenera anerkennen wollten, so würde doch eine solche Reihe merkwürdiger Zufälligkeiten einen etwas starken wissenschaftlichen Glauben beanspruchen, den nicht jedermann besitzt. Will man aber zur Stütze jener Ansicht darauf hinweisen, daß die Spaltalgen überall Parallelformen zu den Bakterien besitzen, so möchte ich demgegenüber hervorheben, daß sich unter den Spaltalgen allerdings ähnliche Formen finden, daß aber zwischen ihnen und den entsprechenden Bakterienformen absolut keine morphologische Uebereinstimmung herrscht und daß wir, abgesehen davon, ohnehin die Spaltalgen von den Bakterien ableiten und ihnen nicht einen verschiedenen Ursprung geben, wie dies bei den endo- und arthrosporen Bakterien der Fall sein soll.

Stellen die Spaltalgen einen höheren Typus der Spaltpflanzen dar, so sind sie doch nicht als eine direkte Fortentwickelung der Bakterien zu betrachten, sondern vielmehr als eine Abzweigung, die vielleicht schon sehr früh erfolgte und nur in gewissen Gattungen die direkten verwandtschaftlichen Beziehungen erkennen läßt. Jedenfalls ist diese Abzweigung zu einer Zeit erfolgt, wo weder bei den Bakterien die Endosporenbildung noch bei den Spaltalgen die Arthrosporenbildung schon vorhanden war, beide Formen der Sporenbildung haben sich vielmehr später in den bereits getrennten Reihen entwickelt. Darauf deuten die Beziehungen zwischen Spirochaeta und Spirulina, zwischen Beggiatoa und Oscillaria hin. Bei den Spaltalgen kommt es zur weiteren Entwickelung auch des Protoplasten, denn man kann von den einfachsten Anfängen eines Centralkörpers Entwickelungsstufen bis zu echten Zellkernen (Glaucocystis Nostochinearum) bei ihnen finden, wodurch sie sich den höheren Algen nähern.

Die Bakterien scheinen sich dagegen nicht zu höheren Wesen fortentwickelt zu haben, sondern nach oben hin eine abgeschlossene Gruppe zu bilden. Vielleicht ist Schizosaccharomyces ein Bindeglied zwischen den Bakterien und höheren Pilzen, vielleicht aber stellt es auch nur eine eigentümliche Entwickelungsform der Saccharomyceten dar, die mit den Bakterien nur eine zufällige, äußere und scheinbare Verwandtschaft besitzt.

III. ABSCHNITT.

Biologische Merkmale.

1. Kapitel. Notwendigkeit der Anwendung biologischer Unterscheidungsmerkmale.

Das Bestreben aller beschreibenden Naturwissenschaften muß darauf gerichtet sein, zur Unterscheidung verschiedener Organismen in erster Linie morphologische und entwickelungsgeschichtliche Merkmale zu verwenden. Und dieses Bestreben hat sich so allgemeine Geltung verschafft, daß Organismen mit gleichen entwickelungsgeschichtlichen und. morphologischen Eigenschaften, auch wenn sie sich biologisch gänzlich verschieden verhalten, im allgemeinen nur als verschiedene Varietäten derselben Art aufgefaßt werden. So zweifellos richtig dieses Prinzip auch ist und so sicher es ganz allgemein auch auf die Bakterien anzuwenden ist, so bleiben doch nicht unerhebliche Schwierigkeiten zu überwinden, wenn man es ganz ohne Einschränkungen gerade auf diese Organismen übertragen würde. Nicht, weil es bei ihnen keine Geltung hätte, sondern weil unsere Kenntnisse der morphologischen und entwickelungsgeschichtlichen Eigenschaften der Bakterien verschwindend gering sind, viel zu gering, um auch nur wenige Arten mit Sicherheit bestimmen zu können. Es kommt wahrscheinlich den meisten Bakteriologen gar nicht zum Bewußtsein, wie sie fortwährend mit biologischen Eigenschaften bei der Untersuchung von Bakterien operieren und wie wenig sie mit den morphologischen sich beschäftigen, wie diese sogar meist fast vollständig vernachlässigt werden.

Darin ist auch, zum Teil wenigstens, die Ursache zu suchen, daß wir von der Morphologie und Entwickelungsgeschichte der Bakterien so wenig wissen. Die biologischen Merkmale sind weit in die Augen fallender, weit leichter zu beobachten, und sie treten in einer Weise hervor, die gewissermaßen an die Reaktionen bei chemischen Experimenten erinnert. Aber — sie lassen auch zuweilen im Stich.

Es ist ja anzunehmen, daß bei einer bestimmten Bakterienart unter völlig gleichen Bedingungen immer wieder die gleichen biologischen Eigenschaften zu Tage treten werden, aber diese Bedingungen

sind so unendlich mannigfaltiger Natur und uns nur zu einem so geringen Teile bekannt, daß wir es durchaus nicht immer in der Hand haben, die gleichen Bedingungen zu schaffen. Wir sind hier vielmehr oft auf empirische Thatsachen angewiesen, für die wir in den meisten Fällen gar keine Erklärung haben. Und wir haben thatsächlich sehr oft gar nicht die Macht, das Eintreten von Aenderungen der biologischen Eigenschaften gewisser Bakterienarten zu verhüten; es ist ein sehr häufiger Fall, daß eine Art bei längerer Kultur ganz andere biologische Eigenschaften zeigt, als bei ihrem Auffinden, und daß es in keiner Weise gelingen will, ihr die ursprünglichen zurückzugeben.

Wir müssen deshalb, solange wir gezwungen sind, uns bei der Unterscheidung der Arten auf biologische Merkmale zu stützen, zu erfahren bestrebt sein, in welcher Weise und in welchem Umfange diese Merkmale bei den einzelnen Arten zu variieren vermögen. Und aus diesem Grunde ist ein gewisser Teil der Biologie, soweit er für die Systematik nicht zu entbehren ist, vor der Beschreibung der einzelnen Arten in systematischem Sinne zu erörtern. Nur soweit die Biologie der Bakterien für die Systematik unerläßlich ist, findet sie in diesem Abschnitt Berücksichtigung. Daher sind viele der wichtigsten Kapitel aus dem Gebiete der Biologie hier entweder ganz übergangen oder doch nur gestreift, und man darf nicht erwarten, im folgenden eine allgemeine Biologie der Bakterien zu finden.

Soweit sich Bakterien entwickelungsgeschichlich oder morphologisch unterscheiden lassen, würde man die biologischen Merkmale ohne weiteres aus der Artdiagnose weglassen können. Das Bacterium anthracis ist beispielsweise durch seinen Entwickelungsgang und sein Aussehen hinreichend charakterisiert, wenn man die beiden — vielleicht nur avirulent gewordenen — B. pseudanthracis und B. anthracoides unberücksichtigt läßt. Aber verschiedene gewichtige Gründe sprechen dagegen, selbst bei solchen entwickelungsgeschichtlich und morphologisch so wohl charakterisierten Arten die biologischen Eigenschaften nur nebensächlich zu behandeln oder ganz zu übergehen. Schon aus rein praktischen Gründen ist eine genaue Angabe dieser letzteren sehr wünschenswert; durch das Aussehen der Kolonie auf einer Gelatineplatte ist B. anthracis weit rascher zu erkennen, als wenn man ihn entwickelungsgeschichtlich bestimmen wollte. Die biologischen Untersuchungsmethoden sind uns viel geläufiger, wir kennen die Verschiedenheiten der einzelnen Arten in ihrem Wachstum auf Agar, Gelatine, in Bouillon, Heuaufguß, im Stich, Strich und auf Platten etc. weit besser und finden darüber weit mehr und weit genauere Angaben, als über ihren Entwickelungsgang und feineren morphologischen Einzelheiten. Unsere ganze Untersuchungsmethode ist eben durch zwingende Gründe zu einer rein biologischen geworden, auch wo wir systematische Ziele verfolgen, und selbst wenn wir in einzelnen Fällen uns jetzt bereits auf bessere systematische Kenntnisse stützen können, so ist doch keine Aussicht vorhanden, daß wir in absehbarer Zeit die Unterscheidung der Arten auf rein morphologische und entwickelungsgeschichtliche Merkmale werden zurückführen können. Ferner liegt die Möglichkeit immer nahe, daß zunächst selbst bei morphologisch und entwickelungsgeschichtlich scheinbar gut charakterisierten Arten eine Sammelspecies vorliegen kann, deren Kom-

ponenten äußerst verschiedene biologische Eigenschaften besitzen. Es würden sich dann im Laufe der Zeit vielleicht auch entsprechende entwickelungsgeschichtliche Verschiedenheiten beobachten lassen, die bei den ersten Untersuchungen unbeachtet geblieben sind. Oder es kann eine neue Art entdeckt werden, die sich von einer schon bekannten mit ausgeprägtem Entwickelungsgange nur durch abweichende biologische Eigenschaften unterscheiden läßt.

Man könnte vielleicht auch einwenden, daß zahlreiche biologisch verschiedene, aber morphologisch und entwickelungsgeschichtlich gleiche Bakterien wirklich nur eine Art in naturhistorischem Sinne bilden und daß man erst dann berechtigt wäre, einzelne dieser biologischen Formen als selbständige Arten zu betrachten, wenn sich morphologische oder entwickelungsgeschichtliche konstant verschiedene Eigenschaften gegenüber der Hauptart bei ihnen nachweisen ließen.

Wenn man diese Anschauung einer Bakteriensystematik zu Grunde legen und die Unterscheidung der Arten ganz unabhängig von den biologischen Eigenschaften durchführen wollte, so würde man zwar verhältnismäßig wenige Arten erhalten, aber Arten, die sich zumeist nur sehr schwer von einander trennen ließen. Von dem längsten Stäbchen bis zu dem kürzesten, vom dicksten bis zum dünnsten sind alle mit unseren Instrumenten nicht mehr meßbaren Abstufungen vorhanden, und es ist dabei zu berücksichtigen, daß die Maße ein und derselben Art, je nach der Ernährung, dem Alter der Kultur, der Zahl der Generationen, die auf künstlichen Nährböden gezüchtet wurde, so großen Schwankungen unterworfen sind, daß zahlreiche andere Arten auch hineinpassen würden. Man würde also hierdurch nur zur Aufstellung ganz unhaltbarer Arten gelangen. Das Gleiche gilt von den entwickelungsgeschichtlichen Merkmalen, die namentlich bei den nicht sporenbildenden Arten oft kaum nennenswerte Verschiedenheiten zeigen.

Man würde aber auch aus einem anderen Grunde in einen großen Fehler verfallen, wenn man die biologischen Verschiedenheiten ganz unberücksichtigt ließe. Es würde dann eine Art die heterogensten Organismen beherbergen können, Krankheitserreger, Gärungsbakterien, Farbstoffbildner, alle durch ihre Wirkungen so grundverschiedenen Formen, die morphologisch und entwickelungsgeschichtlich sich gleichartig verhalten, müßten zusammengeworfen werden. Das würde eine heillose Verwirrung geben, und selbst die Aufstellung zahlreicher Formen innerhalb einer Art könnte dem nicht abhelfen.

Man müßte sich dann weiter fragen, was hat denn die Aufstellung von Arten dann für einen Zweck? Es würde daraus nur ein künstlicher, das Wesen und den Zweck der Systematik vollständig ignorierender Schematismus werden, der weder wissenschaftlich noch praktisch brauchbare Resultate liefern könnte.

Außerdem ist aber auch zu beachten, daß für die Weiterentwickelung unserer Kenntnis der Bakterien eine noch so große Zersplitterung der Arten bei weitem nicht so störend wirken würde, wie eine ungerechtfertigte und zu weitgehende Zusammenziehung verschiedener Formen, deren Artselbständigkeit noch zweifelhaft und nur auf biologische Eigenschaften gestützt ist.

Die biologischen Eigenschaften, welche einzelne Arten oder ganze Gruppen von Bakterien auszeichnen, sind in systematischer Hinsicht von sehr verschiedenem Werte. Und nicht immer sind diejenigen,

welche am interessantesten sind, oder in irgend einer Hinsicht unsere Aufmerksamkeit am meisten auf sich ziehen, auch am besten zur Charakterisierung einer Art geeignet. So ist die Pathogenität eine Eigenschaft, welche begreiflicherweise das Interesse an den Bakterien am meisten erregt und ihnen die meiste Arbeitskraft zugeführt hat, für die Systematik von nur untergeordneter Bedeutung. Sie ist bei den meisten Arten sehr inkonstant und deshalb ein weit weniger gutes Merkmal, als z. B. die Schwefelwasserstoffspaltung der sog. Schwefelbakterien. Auch die Phosphorescenz, eine so auffällige Erscheinung, ist ein Merkmal von beschränkter Bedeutung.

Verständlich wird uns diese Variabilität biologischer Merkmale durch die Thatsache, daß sie zum Teil als Reaktionen auf gewisse äußere Einflüsse aufzufassen sind, und daß mit dem Wechsel der einen auch ein Wechsel der anderen Hand in Hand geht. Unsere künstlichen Kulturen bringen nun schon allein hinsichtlich des Nährbodens stets eine sehr beträchtliche Veränderung gegenüber den Lebensbedingungen der Bakterien unter natürlichen Verhältnissen mit sich, und demgemäß werden sich auch die biologischen Eigenschaften früher oder später, entsprechend den neuen Lebensbedingungen, ändern. Eine Bakterienart wird sehr oft wesentlich andere Eigenschaften zeigen, wenn sie Jahre hindurch kultiviert wurde, als bei ihrem Auffinden.

Diesen Veränderungen in den biologischen Eigenschaften muß, soweit dies nur irgend möglich ist, Rechnung getragen werden; bei der Beschreibung einer Art sind die Eigenschaften maßgebend, welche sie bei ihrem ersten Auffinden zeigte. Daneben aber müssen unbedingt alle Veränderungen der Eigenschaften, soweit sich solche im Verlaufe einer längeren Kultur zeigten, erwähnt werden.

Je weniger nun eine Eigenschaft im Verlauf einer längeren Kultur verloren geht, um so größeren Wert wird dieselbe in systematischer Beziehung besitzen. Denn man darf wohl annehmen, daß solche bei der künstlichen Kultur unveränderliche Eigenschaften überhaupt viel konstanter sind und weniger von einer Veränderung äußerer Verhältnisse beeinflußt werden, als vielmehr von inneren Ursachen abhängen. Nicht immer sind aber solche Merkmale leicht festzustellen, und sie haben daher zur Unterscheidung der Arten praktisch nicht immer diejenige Anwendung gewonnen, die ihnen ihrem Werte nach zukommt.

Von biologischen, zur Unterscheidung der Arten in Frage kommenden Eigenschaften spielen zunächst diejenigen die größte Rolle, welche das Verhalten der Bakterien auf künstlichen Nährböden betreffen. Man kann sie ganz allgemein als Kulturmerkmale bezeichnen, und darunter alle diejenigen Merkmale verstehen, welche sich aus dem Aussehen der Kolonien auf Platten-, Strich-, Stichkulturen, auf den verschiedenen Nährböden, sowie aus der Veränderung der Nährböden selbst ergeben, soweit sich dies ohne eingehendere chemische Untersuchung erkennen läßt. Diese Merkmale sind zwar durchaus nicht so konstant, daß ihnen deshalb eine besondere Bedeutung zukäme, sie sind aber nicht nur verhältnismäßig leicht festzustellen, sondern auch sehr mannigfaltig, und gerade deshalb mit die unentbehrlichsten von allen.

Von anderen Eigenschaften, die mehr oder minder gute Art- oder Gruppenmerkmale liefern, schließt sich zunächst die Farbstoffproduk-

tion an. Auch diese ist nicht immer eine konstante Eigenschaft gewisser Arten, aber ebenfalls sehr mannigfaltig, und so auffallend, daß sie für die Artunterscheidung von hervorragender Bedeutung ist. Eine ebenso auffallende und, wie es scheint, auch recht konstante Eigenschaft einiger Arten ist die Anaërobiose. Auch die Gärungserscheinungen, die ja so mannigfacher Art sind, scheinen vielfach recht konstante Merkmale vieler Arten zu bilden, obwohl unsere diesbezüglichen Kenntnisse noch recht lückenhaft sind. Weit weniger konstant und für die Artbestimmung nur beschränkt verwertbar sind Parasitismus und Phosphorescenz; beide verlieren sich in künstlichen Kulturen oft schon sehr rasch und sind vielleicht auch unter natürlichen Verhältnissen bei verschiedenen Formen derselben Art ungleich entwickelt. Auch das Verhalten der Bakterien zum Licht, zu Temperaturen, zu Färbemitteln und gegenüber schädigenden Einflüssen giebt mitunter gute Merkmale. Eigene, durch charakteristische biologische Eigenschaften ausgezeichnete Gruppen bilden die Schwefelbakterien, die Eisenbakterien und die Nitrobakterien.

---

2. Kapitel. Die Reinkulturen.

§ 1. Die Nährsubstrate.

Bei der Untersuchung der Bakterien, mag es sich nun um morphologische, entwickelungsgeschichtliche oder physiologische Probleme handeln, wird man in vielen Fällen von Reinkulturen ausgehen können, eine Möglichkeit, die bei den meisten bisher bekannten Bakterienarten vorliegt. Es ist dies in gewisser Beziehung ein Vorteil, den die Untersuchung der Bakterien gegenüber derjenigen anderer Organismen voraus hat; es hängen damit aber wahrscheinlich auch größere Nachteile zusammen, die sich vorläufig zwar unserer Beobachtung ziemlich entziehen, doch aber sicher vorhanden sind. Denn die Verhältnisse, die wir den Bakterien in den sog. Reinkulturen zu bieten imstande sind, entsprechen in keiner Hinsicht den natürlichen. Das enge Zusammenleben unzähliger Individuen derselben Art bringt schon an und für sich nach und nach Degenerationserscheinungen mit sich, wie sie sich im Laufe der Zeit bei fast allen in Kultur befindlichen Bakterienarten in geringerem oder größerem Maße einstellen. Der Kampf ums Dasein wird nicht mit anderen Arten, sondern mit Individuen derselben Art ausgefochten; die Stoffwechselprodukte anderer Arten, die jedenfalls in irgend einer Weise die Entwickelung beeinflussen, fehlen, wohingegen sich die Stoffwechselprodukte der eigenen Art in einer Weise anhäufen, daß sie schließlich die vegetative Entwickelung hemmen. Ein Wechsel der Nährsubstanzen fehlt, während er in der freien Natur fortwährend eintritt, durch Neuhinzukommen anderer zersetzbarer Stoffe, Fortführung der vorhandenen durch Versickern im Erdboden etc., Auftreten verschiedenartiger Stoffwechselprodukte, die, von der einen Art abgeschieden, einer anderen noch neue Existenzbedingungen gewähren. Auch Temperatur und Beleuchtungsverhältnisse sind in der freien Natur einem größeren Wechsel unterworfen, als in den künstlichen Kulturen, und während alle Lebensbedingungen dort fortwährend sich ändern, bleiben sie hier vollkommen

einförmig, nur insofern sich ändernd, als die Nährsubstanzen abnehmen und die schädlichen Stoffwechselprodukte zunehmen.

Diese Nachteile der Reinkulturen dürfen bei bakteriologischen Untersuchungen nicht zu gering angeschlagen werden. Dennoch verdanken wir aber gerade der Möglichkeit, die Arten zu isolieren und jede für sich allein zu beobachten, zum weitaus größten Teile alle neueren Fortschritte auf dem Gebiete der Systematik, und wo es möglich ist, eine Art in Reinkultur zu erhalten, muß man unter allen Umständen von solchen Reinkulturen ausgehen.

Die Methoden zur Isolierung einer Art aus einem Gemenge verschiedener Arten sind nicht sehr zahlreich und ihrem Werte nach recht ungleich. Die wichtigste und für auf Gelatine und Agar wachsende Arten allgemein anwendbare ist die KOCH'sche Plattenkulturmethode, die in unzähligen Modifikationen heute in allen bakteriologischen Instituten fortwährend in Anwendung ist. Sie ist, namentlich was die Kulturen mit Agar-Agar anbetrifft, für mindestens 95 Proz. aller bisher bekannten Bakterien brauchbar und verdient deshalb, an erster Stelle genannt zu werden.

Indessen ist gerade das Arbeiten mit Agar-Agar insofern etwas kompliziert, als die verschiedenen Zwecke, dem es dienen soll, auch eine wesentlich verschiedene Bereitung und Zusammensetzung desselben verlangen. Es ist nicht nur nötig, ein genau nach bestimmten Vorschriften hergestelltes Agar zu benutzen, um gewisse Bakterienarten zu isolieren, sondern es ist auch notwendig, die Kulturen auf einem Agar von genau bekannter Zusammensetzung zu betrachten, wenn man sie mit Beschreibungen anderer Arten vergleichen oder eine Art bestimmen will. Eine Aenderung in der Zusammensetzung des Nährbodens hat sehr oft eine Aenderung im Aussehen der Kultur zur Folge, und oft bieten solche Aenderungen im Aussehen der Kolonien, herbeigeführt durch verschiedene Zusammensetzung des Agars, die augenfälligsten Merkmale zur Erkennung einer Art. Das Gleiche gilt von allen anderen Nährböden, und deshalb müssen diese hier zunächst eine eingehendere Besprechung erfahren.

1) Das Agar-Agar, welches nach HUEPPE (56, p. 250) zuerst von Frau HESSE als gelatinierendes Medium empfohlen, meines Wissens aber erst von KOCH zu allgemeiner Verwendung gebracht wurde, stammt von verschiedenen zur Klasse der Rhodophyceen gehörigen Algenarten, namentlich aus den Gattungen Gigartina, Gracillaria und Gelidium. Uebrigens sind in dem rohen, noch unverarbeiteten Agar-Agar oft bis 20 verschiedene Arten vertreten.

Das Agar bietet gegenüber der Gelatine mancherlei Vorteile; es bleibt bei viel höheren Temperaturen fest, es wird nicht von Bakterien verflüssigt, besitzt, schräg erstarrt, eine feuchtere und für das Bakterienwachstum geeignetere Oberfläche, und schließlich ist beim Ausgießen von Platten eine Kühlung durch Eis nicht erforderlich, da es sehr rasch, oft sogar zu rasch erstarrt. Es wird bei gewöhnlicher Konzentration erst bei einer Temperatur, die nahe dem Siedepunkt das Wassers liegt, flüssig und erstarrt wieder bei ca. 40° C. Dagegen besitzt es der Gelatine gegenüber auch nicht unerhebliche Nachteile. Die Herstellung eines guten Agars ist mit weit größeren Schwierigkeiten verbunden; es scheidet beim Erstarren stets Wasser aus, wodurch der Zusammen-

hang der Masse sehr gelockert wird und z. B. Rollröhrchen sich kaum anlegen lassen. Schließlich ist auch das beste, in flüssigem Zustande wasserklare Agar, sobald es erstarrt ist, immer etwas trübe und weit weniger durchsichtig. Agar, welches nicht mit größter Aufmerksamkeit hergestellt ist, zeigt dann noch mancherlei andere unliebsame Erscheinungen, es wird in der Farbe oft sehr dunkel oder bleibt stark trübe, oder es setzt störende Flocken ab u. s. w. Die Schwierigkeit der Darstellung liegt hauptsächlich darin, daß es sehr schwer zu filtrieren ist, und man hat deshalb alle möglichen Kunstgriffe versucht, um diese Schwierigkeit zu überwinden oder zu umgehen.

Um das Filtrieren zu vermeiden, kann man nach FRÄNKEL das fertig gekochte Agar im Dampfapparat bei einer Temperatur von mehr als 42° C längere Zeit stehen lassen, wodurch sich die Unreinigkeiten zu Boden setzen. Dann wird die klare Flüssigkeit oben abgegossen oder abgehebert. Ein ähnliches Verfahren schlagen GUILLEBEAU und FREUDENREICH ein. Es ist dies zweifellos der bequemste Weg, Agar zu bereiten, aber ein reines klares Präparat erhält man dabei nicht. Auch bei langem Stehen bleibt das Agar stets etwas trübe und bildet dann gewöhnlich in den Reagensgläschen Flöckchen, welche, namentlich bei Stichkulturen, recht störend sein können.

Es bleibt also nichts anderes übrig als das Agar zu centrifugieren oder zu filtrieren. Das erstere Verfahren (zuerst von HÄGLER, 43, empfohlen) giebt, eine gute und für die Aufnahme größerer Quantitäten eingerichtete Centrifuge vorausgesetzt, recht gute Resultate und hat vor dem Filtrieren den großen Vorzug, daß die ganze Arbeit in kurzer Zeit beendet ist. Man ist indessen hierbei gezwungen, mit größeren Quantitäten zu arbeiten, weil das Agar beim Centrifugieren sehr rasch erstarrt. Am besten ist es, so lange zu centrifugieren, bis das Agar vollständig fest ist und man den oberen klaren Teil von dem unteren trüben einfach abschneiden kann, nachdem man den ganzen erstarrten Agarcylinder aus dem Gefäße genommen hat. Ich selbst habe mich dieses Verfahrens, welches vielleicht bei weiterer Vervollkommnung zu dem besten von allen werden kann, nur wenige Male bedienen können, da mir eine größere Centrifuge nur kurze Zeit zur Verfügung stand.

Das Filtrieren wird also zunächst noch bei der Agarbereitung am häufigsten verwendet werden müssen, und gerade auf diesen Punkt hat sich auch zumeist die Aufmerksamkeit bei den zahlreichen Vorschriften gerichtet. Da nur Agar, welches vollkommen gelöst und dünnflüssig ist, gut filtriert, so hat man zunächst gesucht, das Agar rascher und besser zu lösen, als es beim Kochen im Dampfsterilisationsapparat gewöhnlich der Fall ist. Es ist dabei zu bemerken, daß das gewöhnliche Agar sich nur beim Kochen der Flüssigkeit leicht löst, daß aber der Siedepunkt einer Agarlösung fortwährend steigt und z. B. bei einer 2-proz. schon 3° über dem Siedepunkt der Wassers liegt. Deshalb wurde zunächst vorgeschlagen, das Agar über freier Flamme unter fortwährendem Umrühren bis zur vollkommenen Lösung zu erhitzen. Man erreicht zwar allerdings auf diese Weise sehr rasch eine vollkommene Lösung des Agars, doch stellen sich bei der Befolgung dieser Vorschrift auch sehr wesentliche Nachteile heraus. Zunächst muß fortwährend jemand bei dem kochenden Agar stehen und rühren, um das Anbrennen zu verhüten,

und dann kommt es trotz aller Vorsicht schließlich doch dazu, daß sich am Boden des Gefäßes etwas Agar ansetzt, braun wird und diese Farbe auch der ganzen Lösung mitteilt. Ich kann deshalb dieses Verfahren nicht als besonders zweckmäßig empfehlen; das Gleiche gilt von dem Kochen des Agars im Sandbade. Andere Bakteriologen scheinen bei dieser Art der Agarbereitung bessere Erfahrungen gemacht zu haben; nach N. K. SCHULZ (111) brennt das Agar in emaillierten gußeisernen Töpfen beim Erhitzen über freiem Feuer nie an.

Eine raschere Lösung des Agars erreicht man auch dadurch, daß man es in nicht neutralisierter Bouillon kocht oder nach SCHOTTELIUS (108) 5 Minuten lang vor dem Kochen in 2-proz. Salzsäure einweicht und abspült. TISCHUTKIN (121) wählt 5-proz. Essigsäure und und wäscht das Agar so lange mit Wasser aus, bis das letztere keine saure Reaktion mehr zeigt. Von RICHTER wird sogar Moselwein als Lösungsmittel für Agar empfohlen. Thatsache ist es, daß sich Agar in sauren Lösungen oder nach vorheriger Behandlung mit schwacher Säure rasch löst und vor allen Dingen viel rascher filtriert als anderes, doch wird dasselbe durch derartige Behandlung entschieden minderwertig. SCHULZ (111) fand, daß schon die Lösung des Agars in saurer oder alkalischer Bouillon sehr wesentlich auf die Beschaffenheit des fertigen Präparates einwirkt: „Agar-Agar, in nicht neutralisierter Bouillon gekocht, löst sich und filtriert verhältnismäßig rasch; der gewonnene Nähragar ist schwach gelblich, ziemlich durchsichtig, schlüpfrig, wäßrig und scheidet viel Kondensationswasser aus. Er erstarrt unter 40°, hält, in schräge Lage gebracht, nicht fest und ist zu Plattenkulturen nicht zweckmäßig. In neutralisierter Bouillon gekochter Agar-Agar ist langsamer löslich und filtriert schlecht. Der gewonnene Nähragar hat eine rotbräunliche Farbe und ist wenig durchsichtig. Er scheidet wenig Kondensationswasser aus, ist fest, trocken; beim Erstarren in schräger Lage hält er recht gut, ist zur Plattenkultur geeignet und erstarrt bei 40° sehr schnell." Diese Angaben stimmen auch mit meinen Beobachtungen vollkommen überein, nur möchte ich noch hinzufügen, daß vorher mit Säuren behandeltes Agar die Eigenschaften des in nicht neutralisierter Bouillon gekochten in erhöhtem Maße zeigt. — Eine raschere Lösung des Agars wird von manchen Bakteriologen durch Kochen im Autoklaven erzielt; ich kann aus eigener Erfahrung darüber nicht berichten. FREUDENREICH und GUILLEBEAU kochen die Agarlösung 2 Stunden lang bei 115° im Autoklaven und lassen dann noch 3 Stunden lang nach Auslöschen der Flamme stehen. Sie gießen dann den oberen Teil von dem Sediment ab. Nach FREUDENREICH kann man auch 1 l Agar im Autoklaven bei 110° in 30—60 Minuten filtrieren und erhält dabei ein vollständig wasserklares Filtrat. Daß bei diesem Verfahren durch die hohe Temperatur das Agar mehr gebräunt wird oder seinen Zusammenhang einbüßt, ist wohl nicht ganz unmöglich.

Ist das Agar vollkommen gelöst, und hat sich nach längerem Verweilen der Lösung im Dampfsterilisationsapparat ein reichliches Sediment abgeschieden, so filtriert die obere, schon etwas geklärte Flüssigkeit weit leichter, als wenn die ganze Masse gleichmäßig getrübt ist. Das Filtrieren selbst ist aber stets mit gewissen Schwierigkeiten verknüpft, und wenn die guten Resultate, die einzelne Bakteriologen mit ihren Methoden erhalten haben, auch anderen in derselben Weise zu

teil geworden wären, so würden doch wahrscheinlich nicht immerfort neue Vorschläge zur Erleichterung und vor allem Beschleunigung des Filtrierens erscheinen.

Um das rasche Erstarren des Agars während des Filtrierens zu verhindern, muß entweder der ganze Prozeß im Dampfsterilisationsapparat sich vollziehen oder der Heißwassertrichter benutzt werden. ROSENBACH füllt den Trichter mit Watte und läßt das Agar durch diese filtrieren; HUEPPE verwendet zuerst eine doppelte Lage von Filtrierpapier und füllt den Innenraum mit Watte oder Glaswolle zur Hälfte aus. Andere verwenden wohl mit gleichem Erfolg nur Filtrierpapier. JACOBI schlägt vor, das Agar in hohe Glasröhren zu füllen, nachdem über die untere Ausflußöffnung eine 5 cm hohe Watteschicht gebracht ist, und durch ein Kautschukgebläse einen Druck auf die Agarsäule auszuüben. Das Agar soll dann in wenigen Minuten ganz klar hindurchgepreßt werden. KARLINSKI (59) wendet statt der Glasröhren ein Gefäß aus Blech an, welches ähnlich wie ein Heißwassertrichter gebaut ist und durch eine Flamme erwärmt werden kann. UNNA (125) endlich hat einen besonderen Dampftrichter konstruiert, bei welchem der Dampfdruck in dem hermetisch verschlossenen Gefäße, welches wie ein Heißwassertrichter erhitzt wird, das raschere Filtrieren des Agars bewirken soll. Ich habe alle diese Methoden versucht und kann nicht behaupten, daß sie mich sonderlich befriedigt hätten. Das Agar filtriert dabei entweder schnell, und dann ist es trüb, oder langsam, wobei es allerdings klar bleibt, dann ist aber die ganze Vorrichtung überflüssig, und man kommt im Dampfsterilisationsapparat ebenso weit.

Ich kann hier die zahlreichen kleineren Abänderungen und Verbesserungsvorschläge für die Herstellung von Nähragar übergehen, möchte aber doch kurz die Methode angeben, die sich mir als die beste im Laufe einer langjährigen Praxis erwiesen hat. Die vorher ziemlich genau neutralisierte klare fertige Bouillon wird im Paraffinbad zum Sieden erhitzt und dann das Agar zugefügt. Ich verfahre dabei in der Regel, da ich stets größere Quantitäten Nähragar auf einmal herstelle, so, daß ich zu 1 l der siedenden Bouillon das auf 4 l Nähragar berechnete trockene Agar zufüge, bis zur vollständigen Lösung koche und dann mit den anderen 3 l kochender Bouillon vermenge. Das Lösen des Agars geht in dem Paraffinbad rasch und sehr vollständig von statten, und ich glaube in dieser vollständigen Lösung die Ursache suchen zu müssen, weshalb auch das Filtrieren nachher weit weniger Schwierigkeiten macht. Nach dem Vermischen der Agarlösung mit der Bouillon wird der erwünschte Grad von Alkalität durch Zufügen von Natronlösung hergestellt, die Flüssigkeit auf Literkolben verteilt und 2—3 Stunden lang im Dampfsterilisationsapparat gekocht. Läßt man nach dem Auslöschen der Flamme noch etwa 1 Stunde sedimentieren, so erhält man in den Gefäßen einen etwa 3—4 cm hohen trüben Bodensatz und darüber schon ziemlich klare Agarlösung. Diese wird vom Bodensatz abgegossen und auf Trichter gebracht, die auf für die Größe des Apparates berechneten Kochflaschen stehen und mit Faltenfiltern versehen sind. Das Ganze kommt in den Dampfsterilisationsapparat und wird bis zum vollständigen Filtrieren der Flüssigkeit gekocht. Auch der Bodensatz der Flaschen kann auf Faltenfilter gebracht werden; er filtriert etwas langsamer, liefert aber noch eine beträchtliche Menge klares Agar.

Bei nicht zu großer Konzentration des Agars kann der ganze Prozeß in einem Tage erledigt sein.

Das zuerst durchfiltrierende Agar ist heller, aber auch etwas wasserhaltiger, das später durchfiltrierende ist dunkler und fester. Will man also besonders helles verwenden, so muß man das zuerst durchfiltrierende abgießen. Besonders möchte ich darauf aufmerksam machen, daß ein Zusatz von Traubenzucker vor dem Filtrieren stets ein wesentlich dunkler und rötlicher gefärbtes Agar liefert. Wo es darauf ankommt, ein helles Agar zu erhalten, thut man deshalb gut, den Traubenzucker erst dem filtrierten Agar zuzusetzen. Außerdem wird jedes Agar durch langes Kochen dunkler; wenn man also ein sehr konzentriertes, d. h. an Agar reiches Nährsubstrat herstellen will, so wird man sich des langsameren Filtrierens wegen auf ein unklares Präparat gefaßt machen müssen. Gut ist es, um ein vollständig wasserhelles Agar zu erhalten, das zuerst durch die Filter laufende zurückzugießen.

Bei dieser Methode gelingt es auch, ein Agar mit neutraler oder schwach alkalischer Bouillon rasch und wenig gefärbt zu filtrieren, ein Umstand, der besonders für Plattenkulturen und Kulturen auf schräg erstarrtem Agar von Bedeutung ist. Außerdem ist zu beachten, daß auf solchem Agar die Kulturen zuweilen ein nicht unerheblich anderes Aussehen zeigen als auf Agar, welches mit saurer Bouillon hergestellt ist.

Das Agar selbst dient den meisten Bakterien wohl überhaupt nicht als Nährsubstrat, deshalb sind die Zusätze von Nährsubstanzen hier noch weit wichtiger als bei der Gelatine. Unter Nähragar im Allgemeinen wird ausschließlich ein mit Bouillon hergestelltes Agar verstanden, und die Bouillon ist wieder gewöhnlich die weiter unten besprochene, aus gehacktem Rindfleisch, Pepton, Kochsalz und unter Umständen Traubenzucker hergestellte. Außer dieser Bouillon kann man natürlich noch alle möglichen anderen Nährflüssigkeiten zur Herstellung von Agar benutzen, und es mögen diese Arten des Agars hier noch eine kurze Besprechung finden.

a) Das Glycerin-Agar. Von Nocard und Roux (81) wurde beobachtet, daß der Tuberkelbacillus, der bis dahin nur auf Blutserum gut gedieh, sehr üppig und rasch auf gewöhnlichem Nähragar wuchs, wenn diesem 6—8 Proz. Glycerin zugesetzt wurden. Dieser Glycerinzusatz bewirkt, daß die Oberfläche des Agars nicht so leicht austrocknet, sondern immer ein gewisses Maß Feuchtigkeit behält; außerdem ist das Glycerin aber selbst ein guter Nährstoff für viele Bakterien und gerade auch für den Tuberkelbacillus, welcher z. B. in Bouillon mit Glycerinzusatz ganz vorzüglich gedeiht. Das Glycerin-Agar wird deshalb zur Kultur pathogener Bakterien sehr viel verwendet. Es wird aus dem gewöhnlichen Nähragar einfach durch Zufügung von 6—8 Proz. Glycerin erhalten. Erwähnt mag werden, daß ein geringer Glycerinzusatz (1—2 Proz.) bei allen Bakterien wachstumbeschleunigend wirkt.

b) Blutserum-Agar. Hueppe (55) versuchte das Blutserum dadurch zur Anlage von Plattenkulturen zu benutzen, daß er es auf 37° C erwärmte, impfte und mit der gleichen Menge sterilisierten Nähragars (2 Proz. Agar), welches bis auf 42—45° C abgekühlt ist, vermischt und ausgießt. In dieser Weise hergestelltes Blutserum-Agar, auch schräg in Reagensgläschen erstarrt, ist in neuerer Zeit

wiederholt, insbesondere erfolgreich zur Züchtung des Micrococcus gonorrhoeae verwendet worden. Es wird bei systematischen Arbeiten nur in vereinzelten Fällen Anwendung finden.

c) Heringsagar. An Stelle des Rindfleisches verwendet man eine dem Gewicht nach gleiche Menge frische (grüne) Heringe zur Darstellung der Bouillon. Ein entsprechender Zusatz von Seesalz macht dieses Agar zu einem besonders guten Nährboden für Leuchtbakterien, auf dem sie ihre Leuchtkraft verhältnismäßig lange behalten. Am günstigsten scheint ein Zusatz von 2 Proz. Kochsalz oder besser Seesalz zu sein, oder wo es angeht, ist von vornherein Meerwasser zu verwenden. (Vergl. Phosphorescenz.) Von UNNA wird dieses Heringsagar auch zur Kultur von Tuberkelbacillen verwendet.

d) Harn-Agar. Harn als Ersatz des Fleischwassers wurde wohl zuerst von HELLER (47) verwendet, später von GHON und SCHLAGENHAUFER (39) zur Züchtung des Gonococcus und von SCHLOFFER (106) zur Züchtung des Diphtheriebacillus. Jetzt ist die Verwendung des Harnagars sehr allgemein und von verschiedenen Seiten empfohlen. Man stellt es am besten so her, daß man zu 2 Teilen Nähragar (mit 2 Proz. Agar) 1 Teil sterilisierten Harn zufügt. Ist es möglich, den Harn steril aufzufangen, um so besser; im Übrigen kann ich nach eigenen Versuchen nicht finden, daß ein vorsichtiges Sterilisieren des Harnes die Nährfähigkeit merklich herabsetzt.

2) Gelatine. Obzwar die Gelatine bereits zur Kultur von niederen Pilzen wiederholt, insbesondere auch von BREFELD verwendet worden war, so ist sie in ihrer vielseitigen Anwendung doch erst durch KOCH als allgemeiner Nährboden für Bakterien eingeführt worden. KOCH stellte sich freilich noch eine sehr wenig konzentrierte Gelatine her ($2^1/_2$ Proz. Gelatinezusatz), wie sie heute wohl nur noch sehr selten zur Anwendung gelangt. Aber er wies bereits in seiner ersten Mitteilung auf diejenigen Eigenschaften der Gelatine hin, welche dieses Medium für die Bakteriologie so überaus wertvoll machen und später zu der Entdeckung der Plattenkulturen geführt haben.

Die Herstellung der Nährgelatine ist mit weit weniger Schwierigkeiten verknüpft als diejenige des Nähragars, aber doch sind gewisse Vorsichtsmaßregeln dabei zu beachten, wenn man stets ein möglichst gleichmäßiges Präparat erzielen will.

Vor allen Dingen ist eine reine und möglichst weiße Gelatine erforderlich, die beste, die im Handel zu erhalten ist. Die Gelatine ist aber keine einheitliche chemische Verbindung von immer gleich bleibendem Charakter; nicht nur Lieferungen verschiedener Fabriken, sondern auch verschiedene Sendungen ein und derselben Fabrik können ungleich ausfallen. Es ist deshalb gut, eine größere Quantität Gelatine auf einmal zu beziehen, um sich wenigstens in dieser Hinsicht vor Aenderungen in der Beschaffenheit der Nährgelatine möglichst zu schützen. Und doch ist es auch dann schwierig, immer gleiche Präparate zu erhalten. Es treten nämlich bei der Herstellung der Gelatine unvermeidlich geringe Abweichungen von der gewöhnlichen Behandlung ein, die ebenfalls einen gewissen Einfluß auf die spätere Beschaffenheit des Nährbodens ausüben; wenn man daher auch eine bestimmte Formel für die Herstellung der Nährgelatine angiebt, so werden doch zu zwei verschiedenen Zeiten hergestellte Gelatinenährböden verschieden ausfallen und unter Umständen auch das Aussehen der Kulturen beeinflussen.

Solange es die Temperatur gestattet, ist für viele Zwecke 5-proz. Nährgelatine allen höherprozentigen vorzuziehen. Sie ist rascher herzustellen, und die Bakterien wachsen im allgemeinen auch besser auf ihr; ebenso sind Arten, welche nur ein geringes Verflüssigungsvermögen besitzen, besser von nicht verflüssigenden Arten zu unterscheiden. Sobald aber die Zimmertemperatur im Sommer sehr hoch steigt, ist man gezwungen, mehr Gelatine zu verwenden. Unter im übrigen ganz gleichen Bedingungen hergestellte verschieden prozentige Gelatine wurde bei folgenden Temperaturen erweicht resp. zähflüssig:

5 % Gelatine bei 22° C
10 % Gelatine „ 24° C
12 % Gelatine „ 24½° C
15 % Gelatine „ 25° C
20 % Gelatine „ 25½° C
25 % Gelatine „ 26½° C

Danach kann man ungefähr beurteilen, welchen Gehalt an Gelatine man für bestimmte Temperaturen verwenden muß, aber nur ungefähr, denn einmal ist, wie erwähnt, die Gelatine verschieder Sendungen durchaus nicht immer gleich, die eine ist härter, die andere weicher, dann aber wird durch verschieden langes Kochen, was in der Praxis ja nie vollkommen gleichmäßig durchgeführt werden kann, der Grad des Erstarrungsvermögens sehr wesentlich beeinflußt.

Daß das Erstarrungsvermögen einer 5 % Gelatine oft sehr verschieden ist, je nach der Beschaffenheit der Gelatine und der Dauer des Kochens, ist allgemein bekannt; dadurch wird auch die Intensität der Verflüssigung bei verflüssigenden Arten beeinflußt. Ich untersuchte dieselbe in verschiedener Weise bei einer sehr schwach verflüssigenden Form der Pseudomonas pyocyanea und fand, daß bei 5 zu verschiedenen Zeiten hergestellten, übrigens vor Verdunstung geschützten 5-proz. Gelatinenährböden die Verflüssigung nicht nur an sehr verschiedenen Tagen begann, sondern auch ungleich fortschritt. Der Unterschied war nicht unbedeutend; bei der am leichtesten zu verflüssigenden Gelatine begann die Verflüssigung am 3. Tage und hatte am 14. nahezu ihren Höhepunkt erreicht; bei einer anderen machten sich die ersten Spuren der Verflüssigung erst am 7. Tage bemerkbar, und diese schritt auch nach 4 Wochen noch immer langsam fort. Die Temperatur bei diesen Kulturen betrug 18° C.

Wesentlich rascher geht die Verflüssigung der Gelatine durch verflüssigende Bakterien bei höherer Temperatur vor sich. Derselbe Organismus, der sich wegen seiner langsamen Verflüssigung der Gelatine sehr gut zur Untersuchung dieser Verhältnisse eignete, wurde auch hierbei verwendet. Während er 10 Proz. Gelatine bei 18° C erst nach 14 Tagen zu verflüssigen anfing, 15 Proz. Gelatine erst nach mehreren Wochen und 20 Proz. überhaupt nur noch etwas erweichte, verhielt er sich bei verschiedenen höheren Temperaturen ganz anders:

Bei 22°	begann die Verflüssigung	von	10 %	Gelatine	nach	1 Tag
			15 %	„	„	5 Tagen
			20 %	„	„	9 „
Bei 25°	„ „ „	„	15 %	„	„	1 Tag
			20 %	„	„	4 Tagen
			25 %	„	„	7 „

Die Intensität der Verflüssigung ist also auch von der Temperatur sehr wesentlich abhängig, und man kann durch entsprechende Erhöhung des Gelatinegehalts innerhalb gewisser Grenzen die Wirkung der höheren Temperatur hinsichtlich der Verflüssigung einigermaßen ausgleichen.

Wenn es sich um ein Bacterium handelt, bei welchem man im Zweifel ist, ob es überhaupt Verflüssigungsvermögen besitzt oder nicht, kann man also entweder eine sehr schwachprozentige Gelatine nehmen oder die Kultur bei einer Temperatur halten, die nur etwa 1° C unter dem Verflüssigungspunkte der Gelatine liegt.

Ein zweiter Faktor von nicht unbedeutendem Einfluß auf die Beschaffenheit der Nährgelatine ist die Fleischbouillon, die ebenfalls nur selten annähernd gleiche Zusammensetzung zeigt. Die verschiedenen Teile ein und desselben Stückes Rindvieh liefern verschiedene Bouillon, noch mehr aber unterscheidet sich Fleischabkochung von einer Bouillon, welche auf kaltem Wege gewonnen ist. Auch das Alter der Tiere kommt dabei in Betracht. Am gehaltreichsten ist entschieden eine Abkochung und sie ist auch gleichzeitig am schnellsten und einfachsten herzustellen. $1^1/_2$-stündiges Kochen des rohen gemahlenen Fleisches genügt, um alle Substanzen, die für die Gelatine notwendig sind, auszuziehen [1]). Wieviel hierdurch ausgezogen wird und in welcher Zusammensetzung, kann man allerdings nicht bestimmen, und man hat dies hier ebensowenig in der Hand wie bei irgend einem anderen Verfahren. Die Wirkungen, welche eine verschiedene Konzentration und Zusammensetzung der Bouillon auf das Wachstum der Bakterien, auf die Form und das Aussehen der Kolonien etc. äußert, sind allerdings wohl nicht sehr bedeutend, obgleich eingehendere Untersuchungen hierüber fehlen. Mehr wird eine für die Systematik nebensächlichere Eigenschaft der Bakterien, die Gärthätigkeit und die Energie derselben hierdurch beeinflußt.

Wichtig für die Beschaffenheit der Gelatine ist auch der Grad der ursprünglichen Acidität derselben. Jede für gewöhnlichen Gebrauch in den Handel kommende Gelatine ist sauer, und der Gehalt an Säure wirkt auf das Gelatinierungsvermögen ein; eine sehr saure Gelatine wird bei niedrigeren Temperaturen flüssig als eine weniger saure, und dementsprechend wird sie auch leichter und rascher verflüssigt durch peptonisierende Fermente. Es ist dabei der spätere Alkalitätsgrad, den man der Gelatine nach dem Neutralisieren giebt, ohne Einfluß.

Die Verflüssigung der Gelatine durch Bakterien ist also innerhalb gewisser Grenzen von Bedingungen abhängig, die im Nährboden selbst zu suchen sind. Aendern sich diese Bedingungen, so ändert sich auch die Intensität der Verflüssigung. Um das Verflüssigungsvermögen einer Bakterienform festzustellen, ist es deshalb durchaus notwendig, die angegebenen Verhältnisse zu berücksichtigen. Sehr

1) Ich möchte hierbei darauf hinweisen, daß man in Fällen, wo der Gehalt der Gelatine an Extraktivstoffen gleichgiltiger ist, wie bei der einfachen Fortzüchtung von Bakterien, in zweckmäßiger Weise noch einen zweiten Absud mit der gleichen Menge Wasser von dem bereits einmal gekochten Fleisch macht und erste und zweite Abkochung zusammengießt. Diese Mischung liefert eine für die meisten Kulturen vollkommen genügend kräftige Bouillon.

oft wird ein und dieselbe Bakterienart (z. B. Sarcina lutea) von dem einen Autor als Gelatine verflüssigend, von einem anderen als nicht verflüssigend beschrieben, und gewöhnlich, wenn es sich um Arten handelt, die nur ein sehr geringes Verflüssigungsvermögen besitzen, ist die Verschiedenheit des Nährbodens oder der Temperatur, bei der die Kulturen gehalten wurden, die Ursache dieser mangelnden Uebereinstimmung. Ebenso oft freilich ist sie auch in der Verschiedenheit zweier Kulturrassen zu suchen.

Wenn es nun auch unmöglich ist, immer eine völlig gleichartige Gelatine herzustellen, so kann man doch wenigstens bei Einhaltung gewisser Regeln eine Nährgelatine erhalten, die von einer bestimmten Normalgelatine nicht erheblich abweichen wird. Eine solche herzustellen ist aber für systematische Zwecke zur Beschreibung der Kulturen unerläßlich, wenn nicht die Beschreibung der so überaus wichtigen Gelatinekulturen überhaupt wertlos werden soll. Insbesondere ist dabei auf die Dauer des Kochens zu achten. Die Gelatine, welche bei meinen systematischen Arbeiten Verwendung fand, wurde in folgender Weise hergestellt:

1 kg Fleisch, gemahlen, möglichst fettfrei, wurde mit 2 l dest. Wasser übergossen, verrührt und genau $1^1/_2$ Stunden im Dampfkochapparat gekocht, dann die Flüssigkeit von dem ausgekochten Fleisch abfiltriert und noch heiß mit 200 g Gelatine (= 10 Proz.), 20 g Pepton Witte (= 1 Proz.), 10 g Traubenzucker (= $^1/_2$ Proz.) und 10 g Kochsalz (= $^1/_2$ Proz.) gemengt. Sobald sich alles gelöst hatte, wurde mit Natronkarbonat neutralisiert und nach dem möglichst genauen Neutralisieren noch 3 g krystallisiertes Natronkarbonat zugefügt. Hierauf wurde die Gelatine auf 2 Kolben verteilt und $^3/_4$ Stunden im Dampfsterilisationsapparat gekocht, bei gewöhnlicher Temperatur auf 4 Filtern filtriert und direkt in Gläschen gefüllt. Die Gläschen wurden mit Watte verschlossen und sofort 20 Minuten, an 3 folgenden Tagen noch je 10 Minuten gekocht.

Ich habe eine größere Anzahl Bakterien wiederholt auf nach dieser Vorschrift zu ganz verschiedenen Zeiten hergestellter Gelatine gezüchtet und niemals gefunden, daß sich auffallende Unterschiede im Aussehen der Kulturen eingestellt hätten.

Unter Umständen ist es erwünscht, eine noch stärker alkalische, oder neutrale, oder saure Nährgelatine zur Differenzierung gewisser Arten zu verwenden, was man am besten gleich bei der Herstellung durch entsprechenden Zusatz von Natronkarbonat berücksichtigt. Bei späterem Zufügen von mehr Natriumkarbonat oder Citronensäure ist gewöhnlich nach dem Kochen ein nochmaliges Filtrieren notwendig. — Gelingt es nicht, ein klares Filtrat zu erhalten, so ist ein bekanntes Mittel das Fällen der suspendierten Teilchen durch Eiweiß, indem man der auf ca. 40° C abgekühlten Gelatine das Weiße eines Eies zusetzt, tüchtig umschüttelt, 10 Minuten kocht und filtriert.

Zur Neutralisierung der Gelatine sind auch noch Natronlauge, Natriumphosphat, als Indikator Phenolphthaleïn empfohlen worden; man kann vielleicht auf diese Weise etwas gleichmäßigere Resultate erhalten, aber die weit kompliziertere Neutralisierung der Gelatine steht in keinem Verhältnis zu den dadurch erlangten Vorteilen. Je einfacher sich die Herstellung der Nährböden gestalten läßt, um so besser. Außerdem ist zu bemerken, daß mit Phenolphthaleïn neutral eingestellte Gelatine nicht übereinstimmt mit einer, bei welcher Lack-

mus als Indikator verwendet wurde. Die letztere reicht für Untersuchungen auf dem Gebiete der Systematik entschieden aus.

Auch für Gelatine sind zahlreiche Vorschläge zur bequemen Herstellung gemacht worden, indessen sind hier die Schwierigkeiten viel geringer, als beim Agar, und es ist deshalb nicht nötig, weiter darauf einzugehen. Von den für besondere Zwecke verwendeten Gelatinenährböden sind folgende am wichtigsten:

a) Bierwürzgelatine. Zu möglichst heller Bierwürze wird Gelatine (10 Proz.) gesetzt, gekocht, mit einem Weißei geklärt und filtriert. Man kann dieselbe so verwenden oder je nach Bedürfnis durch krystallisierte Soda neutralisieren oder alkalisch machen. Im letzteren Falle setzt man in der Regel 1,5 g krystallisierte Soda zur neutralen Gelatine. Selbstverständlich darf das Klären erst nach dem Neutralisieren und darauf folgenden Kochen stattfinden.

b) Mostgelatine. An Stelle der Bierwürze wird konzentrierter Most verwendet, der mit der entsprechenden Menge Wasser (etwa 1 Teil Most, 4 Teile Wasser, aber je nach den Verhältnissen zu variieren) verdünnt wird.

c) Lackmusgelatine. Gewöhnlicher, neutraler Nährgelatine wird so viel konzentrierte Lackmuslösung zugefügt, daß die Gelatine deutlich blauviolett erscheint, ohne jedoch zu sehr an Durchsichtigkeit einzubüßen.

d) Heuinfusgelatine ist für die meisten saprophytischen Bakterien ein ausgezeichneter Nährboden, der einfach aus Heuinfus mit 5—10 Proz. Gelatine hergestellt wird. Es ist jedoch im allgemeinen nötig, diese Heuinfusgelatine schwach alkalisch zu machen und event. noch mit einem Ei zu klären. Ebenso wie Heuinfus kann man auch Abkochungen von krautartigen Pflanzen verschiedener Art, Rüben, Aepfel, Pflaumen etc. zur Herstellung von Gelatine verwenden.

e) Kartoffelinfusgelatine. Dieselbe spielt bei der Unterscheidung und Erkennung des Typhusbacillus eine Rolle und kann auch sonst für gewisse Zwecke verwendet werden. Man stellt sie am zweckmäßigsten in folgender, zuerst von Holz (53) angegebenen, später von Elsner etwas modifizierten Weise her: Es werden rohe, geschälte Kartoffeln zerrieben, der Saft ausgepreßt, 24 Stunden aufbewahrt, filtriert, $^1/_2$ Stunde gekocht, filtriert, 10 Proz. Gelatine zugesetzt, $^3/_4$ Stunden gekocht und filtriert. Die fertige Lösung soll sauer reagieren und 2,5—3,0 ccm $^1/_{10}$-Normalnatronlauge pro 10 ccm Gelatine zur Sättigung gebrauchen. Ein zu großer Ueberschuß an Säure wird vor dem Filtrieren durch Abstumpfen mit einer entsprechenden Menge Natronlauge gehoben. Elsner versetzt zum Nachweis des Typhusbacillus diese Gelatine vor dem Gebrauch mit 1 Proz. Jodkali, wodurch andere Arten zumeist ausgeschlossen werden oder sich doch durch differentes Wachstum sofort unterscheiden lassen.

3) Blutserum. Dieses vorzügliche, zuerst von Koch angewendete Nährsubstrat ist im allgemeinen etwas schwierig herzustellen und verlangt besondere Aufmerksamkeit. Am zweckmäßigsten wird das Blut nach Nocard und Roux (81) aseptisch mittels Troicart der Jugularvene entnommen und in großen, sterilisierten Kolben aufgefangen. Man läßt es dann unter Watteverschluß bei niederer Temperatur stehen, bis sich der Blutkuchen abgesetzt hat, hebt dann das Serum mit sterilisierter Pipette ab und füllt es in sterile Reagensgläschen, die zur Vorsicht in der Weise fraktioniert sterilisiert werden, daß sie

zunächst während 5—6 Tagen täglich 1 Stunde lang einer Temperatur von 56—58° C ausgesetzt werden. Während dieser Zeit wird sich oft in einigen Gläschen eine Bakterienvegetation eingestellt haben, die sich durch starke Trübung, Gasentwickelung oder dergl. bemerkbar macht. Diese Gläschen müssen sofort ausgeschieden werden. Bleiben die Gläschen klar, so kann man sie entweder, um sie mit Agar vermischt zu verwenden, mit flüssigem Inhalte aufbewahren, oder man bringt das Blutserum mit schräger Oberfläche zur Erstarrung. Im ersteren Falle brennt man die vorstehende Watte ab, betupft den abgesengten Teil mit Sublimatlösung und zieht eine festschließende, sorgfältig sterilisierte Gummikappe über. Im letzteren Falle setzt man die Gläschen in schräger Lage so lange einer Temperatur von ca. 70° C aus, bis das Blutserum erstarrt ist. Der Verschluß der Gläschen erfolgt dann in der nämlichen Weise.

Das Sterilisieren des Blutserums ist immer eine mißliche Sache und gelingt nie vollständig. Immer werden mehrere Gläschen sich nicht als steril zeigen, je nach der Art der Bakterien kann auch die ganze Serie unbrauchbar sein, wenn nämlich zufällig solche Arten hineingelangen, die Temperaturen bis zu 58° C ohne Schaden vertragen. Deshalb ist unter allen Umständen das größte Gewicht auf eine sterile Entnahme des Blutes zu legen. Ich verweise diesbezüglich auf die Methode von KUPRIANOW (69), die hier nicht weiter erörtert werden kann. Das Sterilisieren des Blutserums wurde von KIRCHNER (61) auch durch Chloroform versucht, doch scheint der Zweck nicht sicher durch dieses Verfahren erreicht zu werden, und die ganze Methode ist umständlich. UNNA (124) setzt zu einer kleinen Menge Kalbsblutserum tropfenweise unter Schütteln so viel Wasserstoffsuperoxyd hinzu, bis die anfangs braungelbe Mischung sich aufhellt und der Schaum bei ruhigem Absetzen eine reine, weiße Farbe annimmt. Dann wird durch Natriumkarbonat neutralisiert und durch Kieselguhr filtriert. Die Gläschen werden in dem für diesen Zweck von KOCH angegebenen Apparat zur Erstarrung des Blutserums in schräger Lage erhitzt, wobei das Serum bei 90—120° C erstarrt. Das Kondensationswasser wird abgegossen, nochmals erhitzt und das Kondensationswasser nochmals abgegossen. Dadurch erreicht UNNA die Möglichkeit, die Gläschen bei Siedetemperatur sterilisieren zu können, ohne daß das Blutserum dabei undurchsichtig wird oder von seinem Nährwert verliert.

Gewöhnlich wird Hammelblut- oder Rinderblutserum verwendet, zuweilen kommt auch Kälberblut- oder Pferdeblutserum zur Darstellung; im allgemeinen ist es ziemlich gleichgiltig, welches man wählt, die einzelnen Sorten unterscheiden sich etwas hinsichtlich der Konsistenz und Durchsichtigkeit auch vielleicht im speziellen Falle hinsichtlich ihrer Nährfähigkeit für einzelne Organismen. Wichtig dagegen ist es, dem Blutserum nach dem Vorgange von NOCARD und ROUX (81) 6—8 Proz. Glycerin zuzusetzen, wodurch nicht nur der Nährwert erhöht, sondern auch die Oberfläche des erstarrten Blutserums besser feucht gehalten und zum Wachstum der Bakterien geeigneter gemacht wird.

Zusätze zum Blutserum sind von verschiedenen Seiten wiederholt empfohlen worden, z. B. 25 Proz. traubenzuckerhaltige Bouillon zur Kultur von Diphtheriebakterien (LOEFFLER) u. s. w. Sie sind im

allgemeinen nur für spezielle Fälle wichtig und werden, wo es nötig ist, bei den einzelnen Arten zu erwähnen sein.

Der Zusatz von Agar zum Blutserum nach HUEPPE wurde bereits erwähnt, um Plattenkulturen herzustellen. UNNA (124) verwendet ein Blutserum, welches durch größere Mengen Alkalien seine Gerinnungsfähigkeit verloren hat und versetzt es mit 10 Proz. Gelatine oder 6 Proz. Agar. Auch Frau SCHULZ (110) will durch Zufügen bestimmter Mengen von Alkalien ein Blutserum herstellen, welches bei hohen Temperaturen flüssig wird und bei niederen wieder erstarrt. Ich kann aus eigener Erfahrung über diese Behandlung des Blutserums und die damit erzielten Resultate nicht berichten.

TOCHTERMANN (122) kocht das Blutserum mit einer wäßrigen 2-proz. Agarlösung unter Zusatz von 0,3—0,5 Proz. Traubenzucker und filtriert. Dabei werden freilich die wichtigen Eiweißstoffe des Blutserums gefällt, aber der Nährboden scheint doch für viele pathogene Arten viel günstiger zu sein als gewöhnliches Nähragar.

Wichtig ist auch noch das zuerst von BUMM (22) zur Züchtung des Micrococcus gonorrhoeae empfohlene Menschenblutserum, welches neuerdings von WERTHEIM (129) mit Agar vermischt zu demselben Zwecke eine häufige und sehr erfolgreiche Verwendung erlangt hat. Im allgemeinen stellen sich aber der Erlangung dieses kostbaren Materials nicht unerhebliche Schwierigkeiten entgegen, so daß es wohl immer nur wenigen Bakteriologen zugänglich sein wird. Außerdem ist aber seine Verwendung bisher nur bei dem Organismus der Gonorrhoe von besonderem Vorteil.

4) Kartoffelkulturen. ESMARCH schält die Kartoffeln, spült sie ab und zerlegt sie in 1 cm hohe Scheiben, welche in kleine Doppelschälchen eingepaßt werden. Diese Schälchen werden im Dampfkochtopf $^3/_4$—1 Stunde lang gekocht und sind dann für den Gebrauch fertig. Die Kartoffeln sind dann steril und halten sich in den Schälchen 1—2 Monate, ohne auszutrocknen (33). Um Kartoffelkulturen unter bestimmten Gasarten zu halten, wendet SCHOTTELIUS folgendes Verfahren an: Kochfläschchen von 200 g Inhalt werden am unteren Halsteil möglichst erweitert und dann in der Mitte des Halses abgeschnitten. Auf dieselben wird eine Glaskuppe luftdicht aufgeschliffen und in halber Höhe des Bauches wird ein Glasrohr eingeschmolzen, welches mit der Luftpumpe in Verbindung gesetzt werden kann. Nach der Beschickung mit den Kartoffeln und Sterilisieren wird geimpft, verschlossen, die Luft ausgepumpt und durch die gewünschte Gasart ersetzt (108). BOLTON sticht mit einem Apfelbohrer Cylinder aus Kartoffeln aus, schneidet die eine Oberfläche schräg, entfernt die Schale und bringt dieselben in weite Reagensgläser, die am Boden eine geringe Quantität Wasser enthalten. Dann werden die mit Watte verschlossenen Gläschen im Dampfkochapparat sterilisiert (13). Ein ganz ähnliches Verfahren wird von GLOBIG empfohlen (40). Auch ROUX verwendet Reagensgläschen zur Aufnahme der Kartoffelscheiben. Dieselben besitzen im unteren Teile eine ringförmige Einschnürung, auf welchen die Kartoffeln aufliegen und unterhalb welcher sich Wasser ansammelt. Setzt man den Reagensgläsern ein seitliches Rohr an, so lassen sie sich auch zur Kultur von Anaëroben auf Kartoffeln verwenden. Die Kartoffeln kann man beliebig lange aufbewahren, wenn man über die Gläschen Gummikappen zieht.

Bei den Kartoffeln ist die Reaktion des Kartoffelsaftes von der

größten Bedeutung und es sollten überhaupt nur Sorten verwendet werden, deren Saft eine deutlich, wenn auch schwach saure Reaktion zeigt. Sind solche Kartoffeln in manchen Jahreszeiten nicht zu beschaffen, so müssen sie künstlich angesäuert werden, am besten indem man auf die Oberfläche der bereits gekochten Kartoffel etwas schwache Citronensäurelösung bringt nnd nochmals kocht. Dieses Verfahren ist aber stets nur als Notbehelf zu betrachten und giebt aus leicht begreiflichen Gründen unsichere Resultate. Die verschiedenen Methoden der Kartoffelkultur sind hinsichtlich des Aussehens der Kolonien ziemlich gleich; am bequemsten sind wohl die GLOBIG'schen Kulturen, am besten entwickeln sich jedoch alle Bakterien auf ungeschält gekochten und einfach durchgeschnittenen Kartoffeln. Kartoffelbrei ist für Pigmentbakterien ebenfalls zu verwenden, zur Diagnose des Typhusbacillus ist er jedoch nicht geeignet.

5) Eier und aus Eiern hergestellte Nährböden. Hühnereier wurden schon lange zur Kultur von Bakterien verwendet, entweder setzte man die hartgekochten, in Scheiben geschnittenen Eier der Luft einige Zeit aus und ließ die darauf gefallenen Keime sich unter einer Glasglocke in feuchter Atmosphäre entwickeln, oder man ließ Eier in Wasser faulen oder, wie SCHRÖTER, übertrug auch schon Reinkulturen auf gekochte Eier. SCHENK (103) verwendet die äußeren Schichten des Weißeies von Eiern der Stelzvögel mit $^1/_4$ Vol. Wasser verdünnt, welches erst bei 60—70° C erstarrt, dabei klar und durchsichtig bleibt. Es wird diskontinuierlich sterilisiert. Fast das gleiche Verfahren wendet DAL PAZZO (26) an. WESENER (131) schüttelt die Hühnereier so lange, bis Dotter und Weißei gut gemischt sind und legt sie dann $^3/_4$ Stunden in Wasser von 75—80°. Dann werden sie in Sublimatlösung abgekühlt und sterilisiert, mit steriler Watte abgetrocknet, Schale und Eiweißhäutchen entfernt und die goldgelbe Masse in 3—4 Scheiben geschnitten, die in sterilisierte Glasdosen kommen. Die Methode ist vielfach recht gut zu verwenden. HUEPPE (54) verwendet rohe, sorgfältig gereinigte und äußerlich mit Sublimat sterilisierte Hühnereier, namentlich zur Kultur von Cholerabacillen, doch scheint sich nach ABEL und DRÄER (1) diese Kulturmethode nicht besonders zu bewähren.

NASTIUKOFF (79) verwendet das Gelbei von Hühnern zur Herstellung von 3 verschiedenen Nährböden. Eigelblösung wird bereitet, indem zu 1 l Wasser 0,5 ccm 10-proz. Aetznatronlösung und 100 ccm Hühnergelbei gefügt werden. Die Masse wird 2 Stunden im Dampfkochapparat gekocht, am anderen Tage filtriert, in Reagensgläschen verteilt und sterilisiert. Erstarrtes Eigelb. Man setzt zu 300 g Gelbei unter Umrühren 100 ccm 1-proz. Aetznatronlösung und 600 ccm destilliertes Wasser, welche beide vorher sterilisiert sein müssen. Diese Lösung wird direkt in Reagensgläschen verteilt und bei 75—85° C im Wasserbade zum Erstarren gebracht. Bei 85° C wird diskontinuierlich sterilisiert. Eigelbagar und Eigelbgelatine wird aus der Eigelblösung durch Zufügen von Agar resp. Gelatine gewonnen.

ROSENTHAL und SCHULZ (99) stellen ein Alkalíalbuminat her, indem sie frisches Hühnereiweiß durch ein dünnes Filtriertuch pressen und zu je 5 ccm desselben 3 ccm 1-proz. Natron- oder Kalilauge und 2 ccm destilliertes Wasser fügen und vorsichtig, um Schaumbildung zu vermeiden, mischen. Bei 95—98° C gerinnt die Flüssigkeit zu

einer durchsichtigen Masse. DEYCKE (28, 29) verwendet Mischungen von Alkalialbuminaten mit Agar und Gelatine, was für die rasche und sichere Erkennung von gewissen pathogenen Bakterien sich als sehr zweckmäßig erwiesen hat, für Arbeiten auf dem Gebiete der Systematik, wie überhaupt die meisten Ei-Nährböden, keine besondere Bedeutung hat.

6) Bouillon. Die beste Bouillon wird aus Fleisch hergestellt unter Zusatz von Pepton, Kochsalz und event. Traubenzucker. Ich möchte für alle Fälle, in denen es sich um Untersuchung eines Bacteriums handelt, folgende Herstellung empfehlen. Es werden 500 g feingemahlenes, möglichst fettfreies Rindfleisch mit 1 l Wasser 1 bis $1^1/_2$ Stunden im Dampfsterilisationsapparat gekocht und die Fleischbrühe, die keinen rötlichen Farbenton mehr besitzen darf (sonst ist nicht lange genug gekocht) abfiltriert, noch heiß mit 10 g Pepton, 5 g Kochsalz versetzt und neutralisiert, event. wie bei Gelatine schwach alkalisch gemacht. Dann wird gekocht ($^1/_2$ Stunde) und erkalten gelassen. Erst nach dem Erkalten filtriert man, um die etwa vorhandenen und inzwischen erstarrten Fetttröpfchen und einen öfters erst beim Erkalten sich ausscheidenden Niederschlag zurückzuhalten. Will man Traubenzucker zufügen, so thut man dies am besten auch erst jetzt, da durch reinen Traubenzucker die Reaktion der Bouillon nicht verändert wird und Traubenzucker bei längerem Kochen der Bouillon eine dunklere Färbung verleiht; auch ein zu häufiges oder zu lang andauerndes Kochen ruft dieselbe Erscheinung hervor und setzt, wie es scheint, den Nährwert der Bouillon herab. Das ist auch beim Sterilisieren zu beachten, weshalb man am besten an 3 aufeinanderfolgenden Tagen etwa 10—20 Minuten sterilisiert. PETRI und MAASSEN (90) stellen Bouillon in der Weise her, daß frisches, gehacktes, fettarmes Fleisch mit der nötigen Menge destillirten Wassers 1 Stunde stehen gelassen, darauf 3 Stunden bei ungefähr 60° C ausgezogen, dann $^1/_2$ Stunde gekocht und filtriert wird. Nach dem Neutralisieren wird $^1/_4$ Stunde über freiem Feuer gekocht und heiß filtriert. Nach dieser Methode hergestellte Bouillon ist sehr schön hell und eignet sich vorzüglich zur Bereitung von Gelatine und Agar. Das Neutralisieren wird auch hier am besten mit Lackmus als Indikator vorgenommen.

Früher wurde das Fleisch mit dem Wasser vermengt 24 Stunden im Eisschrank stehen gelassen, ausgepreßt und der Saft gekocht. Ich habe einen Vorteil gegenüber den beiden anderen angegebenen Methoden nicht finden können, die Herstellung zieht sich nur über eine längere Zeit hin.

Ein guter Nährboden ist auch eine aus Fleischextrakt, Pepton und Kochsalz hergestellte Bouillon, für viele Zwecke aber wegen ihrer viel dunkleren Farbe nicht brauchbar. HUEPPE (56, p. 243) giebt folgende, auch von mir viel verwendete Darstellung der Fleischextraktbouillon an: Auf 1 l Wasser 30 g Pepten, 5 g Trauben- oder Rohrzucker (ich ziehe ersteren stets vor), 10 g LIEBIG'schen Fleischextrakt. Ein Neutralisieren ist meist nicht nötig, da die Flüssigkeit neutral oder schwach alkalisch reagiert. Dagegen ist meist ein gründliches Kochen erforderlich, weil in dem Fleischextrakt oft sehr zählebige Keime vorhanden sind.

7) Fleischsaft. Für manche Zwecke wird der auf die eine oder andere Weise aus Fleisch mit Wasser hergestellte Fleischsaft

ohne weitere Zufügung von Pepton oder Kochsalz, meist auch nicht neutralisiert verwendet, indem man ihn kocht, filtriert und wie Bouillon sterilisiert.

8) Peptonlösung. Zur Anreicherung gewisser Bakterienarten in ausgezeichneter Weise zu verwenden, wird am einfachsten in der Weise hergestellt, daß man in 1 l Wasser (destilliert) 10 g Pepton und 10 g Kochsalz löst, kocht und filtriert. Die Flüssigkeit wird wie Bouillon sterilisiert.

9) Heuinfus. 100 g gutes trockenes Wiesenheu werden mit 5 l Wasser übergossen einige Stunden stehen gelassen, 10—15 Minuten gekocht, abfiltriert und neutralisiert. Nach dem Neutralisieren muß nochmals gründlich gekocht werden. Filtriert der Heuaufguß nicht klar, so muß mit einem Ei geklärt werden. Unter Umständen wird auch saurer, d. h. nicht neutralisierter Heuaufguß zur Verwendung gelangen.

10) Bierwürze. Es ist wünschenswert, eine möglichst helle Bierwürze zu bakteriologischen Arbeiten zu verwenden. Auch diese kann sauer, neutral oder schwach alkalisch verwendet werden und braucht zur Klärung gewöhnlich ebenso wie Heuinfus das Weiße eines Eies. Im übrigen ist die Behandlung die gleiche wie beim Heuinfus. — Es kann zuweilen z. B. zur Züchtung von Essigsäurebakterien auch wünschenswert sein, schon fertiges Bier zu verwenden, welches ebenfalls sterilisiert wird. Gut ist es, wenn man dem sterilisierten Biere noch etwa $^1/_2$ Proz. Alkohol zufügt.

11) Most wird für Bakterienkulturen selten verwendet und kann durch Heuinfus mit Traubenzuckerzusatz oder durch Bierwürze meist ersetzt werden. Konzentrierter Most ist im Handel erhältlich und wird beim Gebrauch mit entsprechenden Mengen Wasser verdünnt, gekocht, mit Ei geklärt und filtriert.

12) Milch. Zur Zeit ist noch keine Methode bekannt, die vollkommen zufriedenstellende Resultate bezüglich der Herstellung von steriler Milch lieferte; entweder wird die Milch chemisch beim Sterilisieren verändert oder es gelingt nicht, die in ihr vorhandenen Keime zu töten. Das wichtigste ist jedenfalls, die Milch, so weit es überhaupt geht, steril zu entnehmen durch sorgfältige Reinigung und Desinfektion des Euters, der Hände und der Gefäße. Am besten entspricht die von GÄRTNER (Handbuch, s. Wasseruntersuchung p. 662) gegebene Vorschrift den Zwecken: „100 ccm frisch in ein sterilisiertes Gefäß gemolkener Milch werden sofort in einen sterilisierten Kolben geschüttet, dann werden 2,00 ccm Chloroform zugesetzt. Der Kolben wird durch einen Gummipfropfen fest geschlossen und geschüttelt. Die Milch bleibt mehrere Tage mit dem Ueberschuß von Chloroform stehen, wird darauf in sterilisierte Reagenscylinder gefüllt, die, wie üblich, mit Wattepfropfen lose geschlossen sind und an zwei aufeinanderfolgenden Tagen je $^1/_2$ Stunde sterilisiert. Die so behandelten Röhrchen kommen in den Brütapparat; diejenigen, deren Inhalt nach 48 Stunden geronnen ist, werden ausgeschieden, die übrigen werden fest verschlossen zum Gebrauch aufgehoben." Indessen möchte ich nach eigenen Erfahrungen darauf hinweisen, daß oft auch in Gläschen, deren Inhalt nicht geronnen ist, sich eine recht beträchtliche Bakterienentwickelung eingestellt haben kann. Ich möchte daher empfehlen, vor der Benutzung der Röhrchen erst vorsichtig ein Tröpfchen mit steriler Platinöse zu entnehmen, auf Deckgläschen auszu-

streichen und zu färben. Es ist dies notwendig, wenn man sich bei systematischen Arbeiten vor unliebsamen Täuschungen hüten will. Die anderen bekannten Methoden zur Gewinnung sterilisierter Milch sind weniger zu empfehlen.

13) Lackmusmolke. Nach PETRUSCHKY (91) wird die Lackmusmolke in folgender Weise hergestellt: Man versetzt ganz frische Milch nach gelinder Erwärmung mit soviel stark verdünnter Salzsäure, daß das Caseïn ausgefällt wird. Der Caseïnniederschlag wird abfiltriert. Das Filtrat wird mit verdünnter Natronlauge oder Sodalösung genau neutralisiert, aber nicht alkalisch gemacht und 1—2 Stunden im KOCH'schen Dampfofen gekocht und filtriert. Je 100 ccm der Molke werden mit 5 ccm einer konzentrierten Lackmuslösung (Darstellung vergl. PETRUSCHKY p. 658) versetzt, in Reagensgläschen gefüllt, sterilisiert und unter Gummikappe aufbewahrt. Es ist der beste Nährboden zur raschen Feststellung von Säure- oder Alkaliproduktion bei Bakterien. Unangenehm wird bei der Herstellung zuweilen ein starker Fettgehalt der Milch, der wohl allerdings durch die meisten Milchhändler in zweckmäßiger Weise vermieden wird.

Ein Nährboden aus Milch wird von REINSCH (97) in der Weise hergestellt, daß 500 ccm Kuhmilch in einem Scheidetrichter mit 1 g NaOH versetzt, gut durchgeschüttelt und 48 Stunden bei einer Temperatur von etwa 18° C stehen gelassen. Hierauf wird die untere ziemlich fettfreie und durchsichtige Flüssigkeit in einen zweiten Scheidetrichter abgelassen und mit 250 g Aether geschüttelt. Hierdurch wird die Milch, wie schon WOLLNY (134) vorgeschlagen hatte, sterilisiert und gleichzeitig von Fett befreit. Man läßt sie in einem sterilisierten Kochkolben ab und vertreibt den überschüssigen Aether aus der auf 50° C erwärmten Flüssigkeit unter dem Recipienten einer Wasserstrahlluftpumpe, was nach 3—4 Stunden geschehen ist. Man kann die resultierende Flüssigkeit auch mit Agar und Gelatine vermischen. Sind zufällig Sporen in der Milch, was häufig vorkommt, so ist oft die ganze Arbeit umsonst, da Aether nicht auf alle Sporen tödlich wirkt. Im übrigen ist aber der Nährboden für manche Zwecke, namentlich für Milchsäurebakterien sehr zu empfehlen.

Eine ganze Anzahl verschiedener Nährböden aus Milch stellt RASKIN (96) dar. Sie sind jedoch bisher wenig in Anwendung gekommen und ich kann aus eigener Erfahrung nichts über sie berichten. Auch HUEPPE und VAN PUTEREN (95) geben Herstellungsweisen für Milchserumgelatine an. Ihre Verwendung ist jedoch im allgemeinen sehr beschränkt und bietet keine besonderen Vorteile.

Die Zahl der Nährböden, die zur Kultur von Bakterien verwendet worden sind und gelegentlich noch verwendet werden, ist eine sehr beträchtliche. Viele sind wohl nur von ihrem Erfinder benutzt worden, andere haben nur für gewisse physiologische Untersuchungen Wert. Hier mögen noch folgende Erwähnung finden, die zuweilen zur Isolierung oder zur Unterscheidung von Bakterien benutzt werden können.

LAGERHEIM (70) verwendet Macaroni als Nährboden und giebt an, daß manche Arten auf Kartoffeln, aber nicht auf Macaroni wachsen und daß namentlich chromogene Bakterien sehr schön darauf gedeihen. Für chromogene Arten wurde von mir seit langer Zeit ein Nährboden aus Reismehl verwendet; eine passende Vorschrift wurde

von SCHNEIDER mitgeteilt und ist auch kurz in dem Kapitel über Farbstoffbildung angegeben.

BOCKHART (14) verwendet Fleisch als Nährboden. Vielleicht würde sich Fleisch unter entsprechendem Zusatz von Salzen für Leuchtbakterien besonders gut eignen, namentlich auch Fleisch von frischen Seefischen.

ŻETTNOW (136) stellt einen „Nährboden für Spirillum Undula majus" in der Weise her, daß er dem neutralen Agar 0,1 Proz. Ammoniumsulfat und 0,1 Proz. Kaliumnitrat hinzufügt. Besonders die Beweglichkeit soll sich auf diesem Nährboden bei Sp. Undula steigern.

Eine größere Bedeutung beansprucht die Kieselsäuregallerte, weil sie wahrscheinlich noch in manchen Fällen die Isolierung von Organismen gestatten wird, die auf anderen festen Nährböden nicht gedeihen. Indessen ist die Herstellung dieses Nährbodens mit Schwierigkeiten verknüpft, welche seine Anwendung auf ein sehr geringes Maß beschränken. KÜHNE (68) giebt zur Darstellung folgende Vorschrift: 3 Teile Natronwasserglas vom spezifischen Gewicht 1,08 werden in 1 Teil verdünnter Salzsäure (1 Teil Salzsäure vom spezifischen Gewicht 1,17 und 1 Teil Wasser) unter beständigem Schwenken langsam eingegossen. Dann wird es durch mehrtägiges Dialysieren in fließendem Wasser, am besten mit Schlauchdialysatoren von dem gebildeten Chlornatrium und der überschüssigen Salzsäure befreit und die Flüssigkeit in einer Platinschale über freiem Feuer bis zur Bildung eines Häutchens an der Oberfläche erhitzt. Die an den Rändern sich absetzende feste Kieselsäure ist fortzublasen. Die Flüssigkeit soll dann 1,02 spezifisches Gewicht besitzen und dünnflüssig wie Wasser sein. Sie kann mit verschiedenen Stoffen versetzt werden, z. B. Zucker, Fleischextrakt, Glycerin und leidet nicht durch Kochen. Um Erstarrung zu bewirken, ist ein Zusatz von Chlornatrium notwendig. WINOGRADSKY (133) verwendet die Kieselsäuregallerte zur Isolierung der Nitrobakterien. Nach seiner Vorschrift ist ein genaues Einstellen von Wasserglas und Säure überflüssig, man hat nur darauf zu achten, daß das Wasserglas hinreichend verdünnt und mit Säure im Ueberschuß versetzt ist. Zuerst wird in fließendem Wasser, später in oft gewechseltem destilliertem Wasser dialysiert. Sobald Silbernitrat keinen Niederschlag mehr im Waschwasser hervorruft, ist die Lösung gebrauchsfertig. Man kann sie dann kochen und in mit Watte verschlossenen Flaschen sterilisieren. Um die Kieselsäuregallerte zum Gelatinieren zu bringen, verwendet WINOGRADSKY folgende Lösung:

Ammoniumsulfat	0,4
Magnesiumsulfat	0,05
Kaliumphosphat	0,1
Chlorcalcium	Spur
Natriumkarbonat	0,6—0,9
Wasser	100.

Die Sulfate und Chlorcalcium einerseits, die Phosphate und Karbonate andererseits werden gesondert gelöst, gesondert sterilisiert und erst nach dem Erkalten gemischt. Will man Plattenkulturen anlegen, so muß die Wasserglaslösung noch bis etwa zur Hälfte eingedampft werden; die richtige Konzentration muß ausprobiert werden, indem man 2—3 Tropfen des Wasserglases mit einem Tropfen der

Salzlösung vermischt; erstarrt die Lösung innerhalb 10—15 Minuten zu einer plastischen Masse, so ist die Eindampfung genügend, andernfalls muß weiter eingedampft werden. SLESKIN (115) hat nach der WINOGRADSKY'schen Methode nicht zufriedenstellende Resultate erhalten; dagegen bessere, als er die von W. empfohlenen Nährsalze nur in sehr wenig Wasser gelöst der Natronwasserglaslösung beifügte. Er fand auch, daß bei größerer Konzentration der Salze das Erstarren der Kieselsäuregallerte viel rascher und besser vor sich geht. Ich kann aus eigener Erfahrung über dieses Isolierungsmittel, denn Nährboden kann man die Kieselsäuregallerte an sich kaum nennen, nichts mitteilen, die wenigen Versuche, die ich damit anstellte, konnten nicht zu Ende geführt werden, weil jedesmal irgend etwas mißglückte und ich aus Mangel an Zeit mich diesen Versuchen nicht weiter widmen konnte.

Einen eigenartigen Nährboden empfiehlt KAUFMANN (60), das Jequirityinfus, welches in der Weise hergestellt wird, daß 10 g Jequiritykörner (von Abrus precatorius) durch Zerstampfen im Mörser entschält und die entschälten Körner mit 100 g Wasser während 2 Stunden im Dampfsterilisator gekocht werden. Nach dem Erkalten wird filtriert. Die hellgelbe Flüssigkeit wird von manchen Bakterien entfärbt, von anderen grün gefärbt, von anderen unverändert gelassen. Im ersteren Falle handelt es sich um Säurebildner, im zweiten um Alkalibildner. Ich habe das Jequirityinfus vielfach versucht und kann diese Angabe bestätigen, glaube indessen, daß Lackmusmolke deutlicher und rascher dieselben Eigenschaften anzeigt.

Ein ausgezeichnetes Nährsubstrat, namentlich für Beobachtung der Sporenbildung ist Quittenschleim. Ich stelle denselben in folgender Weise dar: 100 g Quittenkörner werden rasch in einem Drahtsiebe abgewaschen, am besten unter der Leitung in fließendem Wasser, um Unreinigkeiten möglichst zu entfernen, und dann mit 2 l Wasser unter wiederholtem Umrühren einige Zeit stehen gelassen. Der Schleim wird dann durch mehrfache Lagen eines sehr dichten Stoffes (Barchent oder dicker Flanell) mit Anwendung von ziemlicher Kraft durchgepreßt und teils in Reagensgläschen, teils in kleinere Kölbchen gefüllt, mit Watte verschlossen und sterilisiert. Er hält sich unbegrenzt, ist ziemlich dickflüssig, durchscheinend und gestattet mancherlei Anwendung. Viele sonst nicht sporenbildende Arten lassen sich auf ihm zur Sporenbildung bringen.

An Stelle des Quittenschleims wurde von FOTH (35) Althäaschleim als Nährboden empfohlen, welcher ihm ebenfalls zur Erzielung von Sporen beim Organismus der blauen Milch vorzügliche Dienste leistete. Er stellte denselben her, indem er Althäawurzeln mit wenig Wasser behandelte und den Schleim durch eine Schicht gestampften Fließpapiers preßte.

Eine umfangreiche Verwendung haben auch die eiweißfreien Nährlösungen gefunden, deren Zahl außerordentlich groß ist. Die wichtigsten derselben sind folgende.

USCHINSKY (126) stellt eine solche Nährflüssigkeit in folgender Weise her:

Wasser	1000 g
Glycerin	30—40
Chlornatrium	5—7
Chlorkalcium	0,1

Magnesiumsulfat	0,2—0,4
Dikaliumphosphat	2—2,5
Ammonium lacticum	6—7
Natrium asparaginicum	3,4.

Die Lösung ist auch für viele pathogene Bakterienarten vorzüglich verwendbar. Nach VOGES (127) wachsen übrigens viele Arten, auch harmlose Saprophyten, wie der Bacillus subtilis nicht in dieser Nährlösung. MAASSEN (75) empfiehlt einen Nährboden, der zunächst aus einer „Normallösung" besteht, welcher er verschiedene assimilierbare Kohlenstoffverbindungen, wie Mannit oder andere Zuckerarten, Aethylenglycol, Glycerin oder Dextrin zusetzt. Die Normallösung besteht aus 7 g Aepfelsäure, in 100 g Wasser gelöst und mit KOH neutralisiert, dann auf 1 l destilliertes Wasser aufgefüllt, mit 10 g Asparagin, 0,4 g Magnesiumsulfat, 2,0 g Dinatriumphosphat und 2,5 g krystallisiertem Soda vermengt. Nach vollkommener Lösung wird noch 0,01 g trockenes Chlorkalcium zugesetzt. Die von FRAENKEL (36) benutzte Nährlösung ist in folgender Weise zusammengesetzt: 1 l Wasser, 5 g Kochsalz, 2 g Kaliumbiphosphat oder neutrales Natriumphosphat, 6 g Ammonlacticum, 4 g Asparagin.

Es liegt auf der Hand, daß man diese Nährlösungen beliebig variieren kann, was auch in den zahlreichen Rezepten geschehen ist; fast jeder Bakteriologe, der mit solchen Lösungen gearbeitet hat, führt irgend eine Aenderung ein. Ganz allgemein möchte ich angeben, daß das Asparagin ein ausgezeichnetes Nährmittel ist, dem nur bernsteinsaures Ammon in seiner Nährfähigkeit gegenüber den vielseitigen Ansprüchen der verschiedenen Bakterien nahe kommt.

Uebrigens wäre es zunächst wichtiger, eine größere Anzahl von Bakterien in ihrem Verhalten in einigen dieser Nährlösungen zu prüfen, als immer neue Nährlösungen zu konstruieren.

§ 2. Die Kulturmethoden.

Durch die in mancher Beziehung außerordentlich entwickelten bakteriologischen Züchtungsmethoden können dreierlei verschiedene Zwecke erreicht werden. Zunächst lassen sich einzelne Arten aus Bakteriengemischen isolieren, zweitens ist man in der Lage, die isolierten Arten in Reinkulturen fortzuzüchten und drittens zeigen die einzelnen Bakterienarten in den verschiedenen Kulturen so charakteristische Eigenschaften, daß sich darauf in sehr vielen Fällen eine Unterscheidung und Erkennung der Arten gründen läßt. Nach diesen drei Gesichtspunkten lassen sich die Kulturmethoden ordnen, wobei natürlich eine strenge Grenze nicht vorhanden ist und eine Methode auch mehreren Zwecken dienen kann.

1) Methoden zur Isolierung der Bakterien. Die verbreitetste und am allgemeinsten anwendbare Methode ist die Plattenkultur, gewöhnlich mit Gelatine oder Agar ausgeführt. Sie kann für alle Organismen dienen, welche auf Gelatine oder Agar wachsen und das sind ca. 95 Proz. aller bekannten Arten. Ja gerade dieser Methode verdanken wir überhaupt die Kenntnis so vieler Arten, denn weil wir bisher keine ähnlich einfache und sichere Methode zur Isolierung der auf Gelatine und Agar nicht wachsenden Arten besitzen, sind uns dieselben wahrscheinlich noch zum größten Teile unbekannt.

Ohne auf die historische Entwickelung der Plattenkulturmethode

einzugehen, seien hier nur die verschiedenen allgemeiner verwendbaren oder speziellen Zwecken dienenden Modifikationen erwähnt.

Die gewöhnliche Glasplatte, welche von KOCH zuerst verwendet wurde, ist auch heute noch vielfach in Gebrauch, obwohl ihre Handhabung etwas umständlich ist gegenüber den Doppelschalen, die auch besser vor Verunreinigungen der Kulturfläche schützen. Im allgemeinen sind Platten von 9:12 cm Größe im Gebrauch, selbstverständlich ist man aber durchaus nicht an ein bestimmtes Maß gebunden, sondern kann Formen und Größen wählen, wie sie gerade am passendsten scheinen. Nur darauf ist zu achten, daß das Glas frei von Blasen und Unreinigkeiten ist und womöglich keine allzugroße Dicke hat, was beim Sterilisieren oft ein Springen zur Folge hat. Als Vorteil gegenüber den Schalenkulturen kann man ansehen, daß jeder Punkt der Platte gut mikroskopisch betrachtet werden kann und daß die Glasplatte stets ebener und gleichmäßiger ist als selbst die beste Schale, was bei mikroskopischer Untersuchung von Kolonien oft sehr wesentlich ist. Ebenso sind die Platten billiger und stets leicht zu ergänzen. Als Nachteile sind zunächst die umständliche Handhabung beim Ausgießen und Erstarrenlassen, ferner der schlechtere Schutz gegen zufällige Verunreinigungen und die unbequeme Art der Aufbewahrung anzusehen. Stark verflüssigende Kolonien können, wenn man mehrere Platten auf Glasbänkchen übereinander schichtet, recht störend wirken. Um diesen Uebelständen abzuhelfen, hat man verschiedene Mittel ersonnen, zuerst in der Nähe der Plattenränder Emaillestreifen, die das Ueberfließen der Gelatine verhindern sollten, diesem Zwecke aber doch nur recht unvollkommen entsprochen. SCHIMMELBUSCH (105) sucht dies durch 4 Pappstreifen zu erreichen, die mit einer Glasplatte bedeckt werden. Auch dieses Verfahren beseitigt noch nicht alle Uebelstände, hat aber den Vorzug der Billigkeit. MARPMANN kittet 4 Glasstreifen auf eine untere Platte und bedeckt sie mit einer genau passenden Deckelplatte (77). Mein Versuch mit diesen Kulturgefäßen fiel sehr ungünstig aus, beim ersten Sterilisieren waren sämtliche Glasstreifen abgelöst, so daß ich diese noch dazu recht teuren Platten überhaupt nicht verwenden konnte. Vorzüglich sind die von LUNKEWICZ (73) empfohlenen viereckigen Doppelschalen, bei denen auf Glasplatten von entsprechender Größe Ränder aus Glas in der Muffel aufgebrannt sind. Der hohe Preis ist freilich wohl ihrer allgemeineren Verbreitung hinderlich, sie vereinigen aber thatsächlich alle Vorteile der Platten und Schalen und können nicht genug für difficilere Untersuchungen empfohlen werden.

Die verschiedenen Nachteile, welche die KOCH'schen Platten haben, drängten zu einer Ersetzung derselben durch zweckmäßigere Kulturgefäße. So wurden von PETRI (86) die wohl von SALOMONSEN zuerst verwendeten Doppelschalen als allgemeiner Ersatz für die KOCH'schen Platten empfohlen. Sie sind allerdings äußerst bequem zu handhaben und dürften an Stelle der KOCH'schen Plattenkulturen in allen Fällen zu empfehlen sein, wo nicht eine außergewöhnlich genaue Untersuchung oder eine photographische Aufnahme der Kolonien notwendig ist. Für besondere Zwecke, auch wenn man die Kulturen nicht im Laboratorium anlegen kann, empfiehlt es sich von einem flaschenförmigen Kulturgefäße Gebrauch zu machen. Solche sind von WILFARTH (132), LIPEZ (72), PETRUSCHKY (92), KAMEN (58) u. a. empfohlen worden. Welche von den verschiedenen Formen man

anwenden will, ist ziemlich gleichgiltig, sie erfüllen ihren Zweck alle in ähnlicher Weise.

Eine abweichende Methode, Keime zu isolieren, wurde von ESMARCH (34) eingeschlagen, indem er die Gelatine durch Ausrollen der Gläschen unter dem Hahn der Wasserleitung oder auf einer Schale voll Eiswasser in dünner, gleichmäßiger Schicht an den Wänden des Reagensgläschens zur Erstarrung brachte. Es ist dabei gut, wenn die Gläschen dicht unter dem Watteverschluß eine ringförmige Einschnürung zeigen, damit die flüssige Gelatine die Watte nicht benetzt. Diese Rollröhrchen sind für gewisse praktische Arbeiten recht brauchbar, zur Isolierung der Organismen aber deshalb weniger zu empfehlen, weil das Abimpfen gewisse Schwierigkeiten macht und beim Vorhandensein zahlreicher, verflüssigender Keime durch das Herablaufen der verflüssigten Gelatine auch ein großer Teil der nicht verflüssigten Schicht verunreinigt wird. Außerdem eignen sich diese Rollröhrchen nicht für Agar; sie gelingen zwar auch mit diesem Nährsubstrat zuweilen, meist aber mißlingen sie gründlich und bringen viel Zeitverlust und Aerger mit sich.

An die Plattenkulturen schließt sich ein Verfahren an, welches zuerst von BANTI (5, 6), später auch von GROSGLIK (42) und BRUNNER (17) beschrieben wurde, aber nach LOEFFLER's Anmerkungen zu diesen Arbeiten schon lange vorher im kaiserlichen Gesundheitsamt angewendet worden war. Es besteht im wesentlichen darin, daß das Kondensationswasser, welches sich bei schwach erstarrtem Agar oder Blutserum ausscheidet, mit der bakterienhaltigen Masse geimpft wird und man nun durch vorsichtiges Neigen das Kondensationswasser die schräge Fläche des Nährbodens überspülen läßt. Dabei bleiben Keime auf der Oberfläche haften und entwickeln sich zu isolierten Kolonien.

Das Verfahren, die Keime auf der schon erstarrten Oberfläche des Nährbodens zu verteilen, kann auch vielfach mit Vorteil bei Plattenkulturen selbst Verwendung finden. KRUSE (67) verteilt die bakterienhaltige Flüssigkeit mit sterilisierten Pinseln auf der Oberfläche der Gelatine oder des Agars, während v. FREUDENREICH (37) die Flüssigkeit einfach auf die erstarrten Nährböden aufgießt und nach gründlichem Ueberspülen wieder abtropfen läßt. Auch DROSSBACH (30) verfährt in ähnlicher Weise, saugt aber den Ueberschuß an Flüssigkeit unter dem Recipienten einer Luftpumpe ab.

Mit diesen Methoden kommt man bei allen auf Agar und Gelatine wachsenden Arten aus, soweit es sich nicht um Anaërobier handelt, deren Kultur überhaupt eine gesonderte Darstellung erheischt.

Die Isolierung von Arten, die nicht auf Agar und Gelatine wachsen, bietet erheblich größere Schwierigkeiten.

Kann man überhaupt feste Nährsubstrate, z. B. Kartoffeln, Reisnährboden, Oblaten, Kieselsäuregallerte, Blutserum etc. verwenden, so habe ich mich mit Vorteil eines Zerstäubers bedient, mit welchem ich die bakterienhaltige Flüssigkeit in äußerst fein verteiltem, staubförmigem Zustande über die Platte verteilte. Damit gelang es mir, fast stets gut isolierte Kolonien zu erhalten, nur ist darauf zu achten, daß die Flüssigkeit, die man zerstäuben will, nicht zu reich an Keimen ist. Bei Arten, welche auf festen Nährböden nicht wachsen, kann man entweder eine den Verhältnissen angepaßte Variation des Plattenverfahrens anwenden oder die Verdünnungsmethode, welche

jedoch, wie ich gleich bemerken will, mehr Arbeit macht, als positive Erfolge aufweisen kann. Ich kann sie nach meinen eigenen, leider sehr umfangreichen Versuchen niemandem empfehlen und übergehe sie deshalb auch lieber ganz.

Ein Plattenverfahren zur Isolierung von Mikroorganismen auf flüssigen Nährböden hat DROSSBACH (31) angegeben. Er verwendet Glasplatten, welche mit regelmäßig verteilten, gepreßten oder geschliffenen Vertiefungen versehen sind, deren 3, 5, 9 oder 16 auf 1 qcm kommen. Oder der Boden von Petrischälchen wird mit Paraffin 3 mm hoch ausgegossen und nach dem Erkalten mit einem korkbohrerartigen Instrument entsprechende Löcher ausgestochen. Dann wird die bakterienhaltige Flüssigkeit so weit als nötig mit sterilisiertem Wasser verdünnt, über die Platte ausgegossen und die überflüssige Schicht mit sterilisiertem, schwach geleimtem Papier fortgenommen. Dabei entwickelt sich bei entsprechender Verdünnung in vielen der Löcher nur eine Bakterienart. HOLTEN (52) zieht auf eine Glasplatte sich kreuzende Linien von Asphaltlack, wodurch beim Uebergießen mit der ebenfalls stark verdünnten Bakterienflüssigkeit oder besser beim Beschicken der einzelnen Quadrate mit kleinen Tröpfchen durch eine Pipette ein Zusammenfließen der einzelnen Tropfen verhindert wird. Ich kann dieser Methode den Vorzug vor allen anderen einräumen und habe mich derselben wiederholt mit großem Erfolge bedient. Es gelingt indessen oft auch ohne diese Mittel, wenn man in sterilisierte Petrischälchen von der bakterienhaltigen Flüssigkeit, die jedoch nur arm an Keimen sein darf, weit voneinander entfernt, Tropfen mit einer Pizette auftupft, sehr oft eine Isolierung herbeizuführen; nur muß man in diesem Falle mit der Zahl der Petrischälchen nicht zu geizig sein.

Ist man aus irgend einem Grunde bei Arten, die auf Agar und Gelatine wachsen, verhindert, Plattenkulturen anzulegen, so kann als Notbehelf ein Ausstreichen auf schräg erstarrtem Nährboden dienen. Man muß dann natürlich nur wenig Material übertragen und dieselbe Nadel auf mehreren Gläschen nacheinander möglichst breit ausstreichen; oft wird man erst in dem vierten oder fünften Gläschen isolierte Kolonien erhalten, die zum Abimpfen geeignet sind. Immer aber ist diese Methode nur ausnahmsweise zu verwenden, sie liefert durchaus nicht so zuverlässige Resultate als die Plattenkultur.

Was nun die Isolierung der einzelnen Arten anbetrifft, so geschieht dieselbe, hinreichende Verdünnung der Keime vorausgesetzt, durch die Plattenkultur in sehr vollständiger Weise. Es kommt wohl hin und wieder vor, daß einmal zwei Keime verschiedener Arten aneinander haften und zu einer gemeinschaftlichen Kolonie auswachsen, oder daß sie durch Zufall beim Erstarren des Nährbodens so nahe zu liegen kommen, daß sich die jungen Kolonien schon sehr frühzeitig berühren und ineinander wachsen. Solche Fälle sind aber selten und im Verhältnis zu der großen Zahl nur aus einer Art bestehenden Kolonien ganz ohne Bedeutung. Die Ansicht HOLM's (50) über die Fehlergrenzen dieser Methode mag für Hefezellen berechtigt sein, für Bakterien ist sie sicher übertrieben.

Die Plattenkulturen mit flüssigen Nährböden sind dagegen im höchsten Grade unzuverlässig; die Verteilung der Keime in der Flüssigkeit ist nie eine so regelmäßige, daß man in vielen Tröpfchen auf nur eine einzige Art rechnen darf. Gewöhnlich wird, wenn die

Hälfte der Tröpfchen steril bleibt, ein Viertel der infizierten oder noch mehr Mischkulturen enthalten und man wird sich vielfach zur Beurteilung, ob eine Reinkultur oder ein Gemenge vorliegt, zu einer zweiten Aussaat entschließen müssen, wenn die mikroskopische Untersuchung nicht sofort zweifellosen Aufschluß liefert.

Um isolierte Kolonien von Keimen aus der Luft zu erhalten, kann man auch das früher vielfach angewandte Verfahren anwenden, feste Nährsubstrate mit hinreichend feuchter Oberfläche, so daß die auffallenden Keime festgehalten werden, eine Zeit lang der Luft auszusetzen und dann in feuchter Kammer zu halten. SCHRÖTER (109) hat auf diese Weise zuerst seine Pigmentbakterien isoliert und später sind von vielen Forschern, z. B. ZOPF, A. KOCH, auf diese Weise Bakterienarten erhalten worden, die sonst nirgends aufgefunden wurden. Als Nährboden ist man hierbei nicht wie bei der Plattenkultur beschränkt, sondern kann alle möglichen Nährsubstrate verwenden, insbesondere neben Gelatine- und Agarplatten auch gekochte Mohrrüben, Kartoffeln, Zuckerrüben, sterilisierten Brotbrei etc. Je länger man diese Nährböden der Luft aussetzt, um so mehr Keime lassen sich darauf nieder und um so dichter stehen dann natürlich die Kolonien. Durchschnittlich kann man 1 - 2 Stunden der Luft exponieren, dann müssen die Substrate unter eine Glasglocke gebracht und vor Verdunstung geschützt werden. Am besten eignen sich auch hier Petrischälchen, welche am Boden mit einer Lage sterilisiertem Fließpapier bedeckt sind. Das Fließpapier kann unter Umständen mit sterilisiertem Wasser angefeuchtet werden.

2) Methoden zur Fortzüchtung in Reinkulturen. Die auf die eine oder andere Weise isolierten Bakterienarten müssen zur weiteren Untersuchung abgeimpft und fortgezüchtet werden. Will man dabei keine Kulturmerkmale beobachten, so ist jede beliebige Art der Fortzüchtung, bei welcher die Bakterien überhaupt gedeihen, anwendbar, nur wird man natürlich Methoden auszusuchen bestrebt sein, welche möglichst bequem zu handhaben sind und die Merkmale der betreffenden Art, so wenig wie es überhaupt angeht, verändern. Im allgemeinen wird man bei auf Agar wachsenden Arten die Strichkultur auf schräg erstarrtem Agar anwenden. Ich ziehe diese Form der Fortzüchtung deshalb allen anderen vor, weil jede etwa sich einschleichende Verunreinigung sich auf schrägem Agar am leichtesten wahrnehmen läßt und die Kultur bei der großen Oberfläche durch rechtzeitige Uebertragung gerettet werden kann.

Bei Pigmentbakterien, namentlich aus der B. prodigiosus- und Ps. violacea-Gruppe sind Kartoffeln oder Reisnährboden vorzuziehen, um die Farbstoffproduktion möglichst intakt zu erhalten. Arten aus flüssigen Nährböden, die nicht auf festen wachsen, müssen in Heuinfus, event. verdünnt, oder Bouillon weiter gezüchtet werden.

Es lassen sich aber schlecht allgemeine Regeln geben, da die Bakterien sich bei fortgesetzter Züchtung sehr verschieden verhalten. Die einen vertragen die Gefangenschaft sehr gut und wachsen womöglich immer üppiger, während andere sichtlich in ihrer Wachstumsenergie zurückgehen und schließlich überhaupt eingehen. Dem suche man durch Wechsel des Nährbodens und der Temperatur, bei welcher die Kulturen gehalten werden, zuvorzukommen.

Die Temperatur spielt eine große Rolle bei der Kultur. Viele der pathogenen Arten wachsen überhaupt nur bei Wärmegraden, die

der Blutwärme nahe kommen oder doch wenigstens wesentlich über der gewöhnlichen Zimmertemperatur liegen. Andere wieder verlangen niedrige Temperatur zum Gedeihen, namentlich einige Farbstoffbildner, die, wenn sie auch bei höheren Temperaturen wachsen, leicht ihre Farbstoffproduktion einbüßen.

Nicht unwichtig ist es auch, die Bakterien öfter auf frischen Nährboden zu übertragen, umzuimpfen, durchschnittlich etwa alle 3 bis 4 Wochen. Manche Arten, namentlich pathogene, vertragen bekanntlich auch diese Zeit nicht einmal, sondern müssen viel öfter umgeimpft werden. Andere, besonders die Sporen bildenden, halten wieder sehr viel länger aus und die Kulturen sind oft noch nach vielen Monaten am Leben. Indessen sollte man auch bei diesen Arten nicht länger als 4 Wochen mit der Abimpfung zögern, sonst leiden verschiedene Eigenschaften und man erhält Kulturformen mit irgend welchen Mängeln.

Unter allen Umständen ist ein möglichst häufiger Wechsel des Nährbodens bei längerer Kultur zu empfehlen, wodurch man sich gegen die unliebsame Entstehung von abweichenden Kulturformen am meisten schützt. Besonders ist auch ab und zu die Verwendung flüssiger Nährböden zu empfehlen.

Schutz der Kulturen gegen Licht ist ebenfalls ein wichtiges Erfordernis. Gewöhnlich werden die abgeimpften Kulturen in Glasgefäßen aufbewahrt; man thut gut, die Gefäße von innen mit schwarzem Papier auszukleben, so sind die Kulturen auch dann gegen Licht hinreichend geschützt, wenn sie einmal außerhalb des Schrankes eine Zeit lang stehen müssen.

Schließlich sei noch auf einen Punkt aufmerksam gemacht, der mit den unangenehmsten Teil bei der Züchtung einer größeren Zahl von Reinkulturen bildet: das Schreiben und Aufkleben von Etiketten. Ich helfe mir, um dies zu umgehen, in der Weise, daß ich zweierlei Reagensgläser, enge und weite, verwende. Die weiten werden etikettirt und dienen nur als Hülse für die engen, mit Nährsubstrat gefüllten und geimpften. Bei der Abimpfung werden nur die frisch geimpften Gläschen an Stelle der alten in die etikettierten Hülsen geschoben. Auf meine Veranlassung fertigt neuerdings HELLIGE auch Klammerschildchen aus Celluloid an, welche sich bequem beschreiben oder mit geschriebenen Etiketten bekleben lassen und von unten über das Reagensglas geschoben, dieses fest umschließen. Diese Klammerschildchen lassen sich ebenso auf die neu abgeimpften Kulturen übertragen und haben sich in der kurzen Zeit, die ich sie benützen konnte, recht gut bewährt.

Trotz aller Vorsicht und Sorgfalt wird man immer ab und zu eine Verunreinigung auftauchen sehen; gewöhnlich lassen sich dieselben bei regelmäßigem Revidieren der Kulturen leicht erkennen, denn daß die Verunreinigung gerade so wächst wie die Kultur, ist äußerst selten. Gewöhnlich kann man durch rechtzeitige Abimpfung von einer Stelle, die möglichst weit von der Verunreinigung entfernt ist, die Kultur noch rein übertragen. Mitunter wird man aber zur Plattenkultur greifen müssen, um die Art sicher rein zu erhalten. Es ist überhaupt gut, von Zeit zu Zeit einmal wieder Platten zu gießen, man entdeckt auf diese Weise gar nicht selten Verunreinigungen, die sich unbemerkt eingeschlichen haben und die man vielleicht schon eine Zeit lang mit fortgezüchtet hatte. Außerdem kann man durch geeignete

Auswahl der abzuimpfenden Kolonie auf der Platte bis zu einem gewissen Grade wieder ein kräftigeres oder normaleres Wachstum der Kultur erzielen.

3) Methoden zur Untersuchung der Kultureigenschaften. Die wichtigste ist auch hier die Plattenkultur. resp. die Kultur in Doppelschalen auf Agar und Gelatine. Dazu kommen weiterhin Kulturen in Reagensgläschen auf gerade oder schräg erstarrtem Agar und Gelatine, Kultur in flüssigen Nährböden, auf Reismehl, Kartoffeln etc.

Bei den Plattenkulturen hat man darauf zu achten, daß die Zahl der Keime gering sei, die Kolonien dürfen sich nicht gegenseitig im Wachstum hindern oder gar nach einiger Zeit berühren, sondern sie sollen sich vollständig frei entwickeln können. Deshalb sind Platten mit zu zahlreichen Kolonien von vornherein auszuscheiden. Wie viel Kolonien auf einer bestimmten Fläche wachsen dürfen, richtet sich nach dem Charakter der Arten; je weniger diese Tendenz zur Ausbreitung und Verflüssigung zeigen, um so mehr können natürlich Kolonien neben einander gedeihen.

Bei Strichkulturen auf schräg erstarrten Nährböden, wozu gewöhnlich Agar verwendet wird, ist es wünschenswert, daß die zum Strich verwendbare Fläche möglichst lang ist. Der Strich selbst ist am besten mit einer kleinen Oese aus feinem Draht in der Weise auszuführen, daß man mit der infizierten Oese vom Kondensationswasser beginnend, einen geraden gleichmäßigen Strich bis zum Ende des Nährbodens zieht. Die Oese des Drahtes ist für diesen Zweck kleiner zu wählen als bei anderen Arbeiten. Man zieht einen ca. 0,6—8 mm dicken Platindraht am Ende in der Flamme dünn aus und biegt diesen nur kurzen Teil um, wodurch der Platindraht selbst seine für die Impfung nötige Widerstandsfähigkeit behält.

Bei der Anlage von Stichkulturen ist ein starker, vollkommen gerader, an der Spitze zugeschliffener Platindraht erforderlich, der bei der Impfung möglichst senkrecht in den Nährboden zu stoßen ist. Schwache Drähte verbiegen sich oft. Beneke (7) führt den Stich dicht unter der Glaswand, wodurch man erreicht, daß man die Entwickelung der Bakterien im Stichkanal unter dem Mikroskop beobachten kann.

Kulturen auf Kartoffeln oder Reisnährboden kann man entweder durch Aufstreichen der Bakterien mit sterilis. Platinöse oder Pinsel erzielen oder man überstäubt den Nährboden mit einer Aufschwemmung der Bakterien durch einen Zerstäuber, je nachdem man einzelne Kolonien oder Strichkulturen erhalten will. Bei dem Reismehlnährboden kann man auf die Bakterienaufschwemmung direkt aufgießen und überfließen lassen.

Bei Kulturen in Flüssigkeiten kommt es darauf an, ob man eine große Oberfläche, also reichlichen Sauerstoffzutritt oder kleine Oberfläche mit geringerem Sauerstoffzutritt haben will; im ersteren Falle kann man Erlenmeyer'sche Kölbchen oder Petrischalen, im letzteren Reagensgläser verwenden.

§ 3. Die Kulturmerkmale.

Zur Unterscheidung der Bakterienarten sind wir noch zumeist auf die biologischen Eigenschaften derselben angewiesen und unter

diesen nehmen wieder die Kulturmerkmale im engeren Sinne die erste Stelle ein. Zu diesen Kulturmerkmalen sind zunächst alle mit bloßem Auge oder unter dem Mikroskop wahrnehmbaren Erscheinungen des Wachstums der Bakterien zu rechnen, ferner die Entwickelung charakteristischer Gerüche, die ohne weiteres erkennbaren Veränderungen des Nährsubstrates, wie Verfärbung oder Verflüssigung der Gelatine, Entfärbung gefärbter Nährböden, Gerinnung von Milch etc., schließlich die durch einfache Mittel zu erzielenden chemischen Reaktionen.

Die zuerstgenannten, durch die große Verschiedenheit im Wachstum und in der Entwickelung auf künstlichen Nährböden besonders vielseitigen Merkmale beziehen sich wieder hauptsächlich auf Form und Farbe der Kolonien, auf den Glanz, die innere Struktur, die Konsistenz, ob dünn oder zähflüssig, schmierig, fadenziehend, trocken u. s. w. Nur bei Berücksichtigung aller dieser Merkmale wird es gelingen, ein einigermaßen vollständiges Bild einer Bakterienart zu liefern und es ist sehr zu bedauern, daß die meisten Beschreibungen in dieser Hinsicht sehr kurz sind.

Auch hier ist das Aussehen der Kolonien auf den Plattenkulturen gewöhnlich am charakteristischsten und eigenartigsten. Die Merkmale, welche uns die Plattenkulturen der Bakterien liefern, sind außerordentlich wertvoll zur Unterscheidung der Arten; aber ihre vollständige Beschreibung ist fast unmöglich oder wenigstens kaum jemals ganz genau wiederzugeben. Denn eine Kolonie auf der Gelatineplatte, um die es sich ja vornehmlich handelt, ist kein Ding, welches einmal entstanden, seine Gestalt, seine Farbe, seinen Glanz beibehält, es ist etwas Lebendes, Wachsendes, sich fortwährend Veränderndes. Und dieser Wechsel ist es, der eine Beschreibung erschwert, denn er bringt es mit sich, daß wir auf einer Platte von demselben Organismus alle möglichen Entwickelungsstufen von Kolonien gleichzeitig vor uns haben, die oft völlig von einander verschieden sind.

Man sollte meinen, daß alle Keime, die zu derselben Zeit in den neuen Nährboden übertragen werden, wenigstens annähernd gleichzeitig sich auch entwickeln würden. Das ist aber durchaus nicht der Fall. Es ist dies nicht bloß auf individuell verschiedene Wachstumsenergie der einzelnen Keime, die zweifellos vorhanden ist, zurückzuführen, sondern auch darauf, daß sich die Keime in verschiedenen Schichten der Gelatine befinden und sowohl eine verschiedene Sauerstoffmenge zur Verfügung haben, als auch durch den Widerstand der Gelatine bei der Ausbreitung der Kolonie ungleich beeinflußt werden.

Hiernach werden sich zunächst die an der Oberfläche der Gelatine befindlichen Keime in anderer Weise entwickeln als die eingeschlossenen, im Innern der Gelatine liegenden und diejenigen, die auf der Unterseite der Schicht, am Glasboden sich angesiedelt haben. Den ersteren steht eine ungleich größere Sauerstoffmenge zur Verfügung; ihnen stellen sich bei der flächenförmigen Ausbreitung keine Hindernisse entgegen und sie werden sich dementsprechend von Anfang an mehr flächenartig ausbreiten. Die ringsum von der Gelatine umschlossenen dagegen sind zwar vom Sauerstoff nicht völlig abgeschlossen, haben aber doch eine langsamere Ersetzung des verbrauchten Sauerstoffes zu ertragen und finden bei ihrer Ausbreitung ein gewisses mechanisches Hindernis in der sie rings umgebenden Gelatine. Sie werden sich deshalb nicht nur langsamer entwickeln als die an

der Oberfläche befindlichen, sondern, da die Wachstumsbedingungen nach allen Richtungen hin annähernd die gleichen sind, auch eine mehr oder weniger der Kugelgestalt sich nähernde Form annehmen. Noch anders entwickeln sich die am Boden entstehenden Kolonien. Hier wird der Entwickelung nach der einen Richtung durch den festen Glasboden ein unüberwindliches Hindernis entgegengesetzt, während andererseits zwischen Glas und Gelatine ein mitunter nicht unbeträchtliches, aber sehr eigenartiges Flächenwachstum sich einstellt. Stets bleibt nämlich die Kolonie außerordentlich dünn und ist nicht mit der an der Oberfläche entstandenen zu vergleichen; oft entstehen nur irisierende, schleierartige Ueberzüge am Glasboden.

Sind diese 3 Typen der Kolonien nicht durch Uebergänge verbunden, so bilden sie sehr charakteristische Merkmale bei vielen Arten. Sobald aber beispielsweise ursprünglich im Innern der Gelatine gewachsene Kolonien an die Oberfläche gelangen, kommen oft ganz abweichende Gestalten vor, deren Verschiedenartigkeit zuweilen ganz außerordentlich ist und deshalb eine Beschreibung so erschwert. Es bleibt nichts übrig, als diese atypischen Kolonien unberücksichtigt zu lassen, wenn man sich nicht auf eine allzu weitläufige Beschreibung einlassen will.

Ein anderer Uebelstand ist die verschiedenartige Ausbildung der Kolonien auf den Platten, je nach dem sie sich dicht oder vereinzelt entwickeln. Sind die Kolonien sehr dicht, so bleiben sie in der Regel auch sehr klein; es braucht durchaus nicht eine Berührung zu erfolgen, sie können im Gegenteil noch weit auseinander liegen und dennoch das Wachstum frühzeitig einstellen. Verschiedene Arten verhalten sich hierin ganz verschieden. Es mögen die Stoffwechselprodukte sein, welche hierbei die Hauptrolle spielen, denn es ist nicht anzunehmen, daß der Verbrauch von Nährstoffen so rasch ein weiteres Wachstum hindern sollte. Es ist aus diesen Gründen auch nur möglich, die typischen Kolonien allein zu beschreiben und alle Abweichungen nur da, wo sie wirklich für die Art charakteristisch sind, anzuführen.

Von den Merkmalen, welche sich für die einzelnen Arten aus den Plattenkulturen ergeben, sind Form und Farbe am augenfälligsten, hauptsächlich an den oberflächlich gelegenen Kolonien erkennbar. Die Kolonien können pinselschimmelartig, wurzelförmig wachsen oder eine zusammenhängende mehr oder weniger runde Kolonie darstellen, deren Rand wieder glatt und scharf oder in irgend einer Weise unregelmäßig gestaltet ist, oder die Kolonie verläuft unmerklich, ohne Ausbildung eines scharfen Randes, in den Nährboden. Der Rand ist vielfach sehr charakteristisch durch Ausläufer, dicht oder zerstreut stehende Borsten, Lappen und Fortsätze der verschiedensten Art, aber er ist beim Wachstum der Kolonie auch am meisten den damit verbundenen Veränderungen unterworfen. Ebenso wichtig ist die innere Struktur der Kolonie, die oft deutlich konzentrische Kreise oder zonenartig ausgebildete Partien von verschiedener Dicke oder Färbung erkennen läßt. Oder es finden sich oft Systeme einfacher sich kreuzender Linien, die bald gerade, bald krumm oder unregelmäßig verlaufen, bei Bacillus typhi und seinen Verwandten die außerordentlich charakteristische Struktur eines Eisstückes mit muscheligem Bruch, bei Bacterium Anthracis das Aussehen eines Lockenkopfes, bei Bacterium Castellum das Bild eines Festungswalles zeigen. Auch

ist der Inhalt der Kolonie bald völlig homogen, bald feinkörnig, bald grobkörnig oder in zerrissene Partien gesondert, oder er zeigt warzige oder buckelige Erhebungen. Diese bei 40—80facher Vergrößerung erkennbaren Eigentümlichkeiten sind oft schon hinreichend, einzelne Arten oder wenigsten Gruppen aufzufinden.

Mit bloßem Auge kann man wieder andere Merkmale feststellen. Manche Arten bilden dicke, fast undurchsichtige Kolonien, andere schleierartige, kaum wahrnehmbare Ueberzüge; bei den einen erhebt sich die Kolonie nicht über das Niveau, oder sinkt sogar ein, bei anderen wächst sie knopfförmig in die Höhe u. s. w. Nichtverflüssigung oder langsamere oder raschere Verflüssigung bilden weitere Merkmale, ebenso ob die Gelatine nur soweit das sichtbare Wachstum der Kolonie reicht oder im weiten Umkreise um dieselbe verflüssigt wird. Der Glanz der Kolonien ist sehr verschieden; manche sind matt, ohne jeden Glanz, andere stark glänzend, fast spiegelnd und dazwischen liegen alle Abstufungen, die überhaupt denkbar sind. Ebenso erscheint dem bloßen Auge die Oberfläche bald glatt und eben, bald körnig oder runzelig, oder gefaltet. Bei verflüssigenden Arten bildet die Kolonie in der verflüssigten Gelatine bald eine diffuse Trübung, bald eine feste, körnige Masse, bald ein Oberflächenhäutchen u. s. w.

Die Farbe der Kolonien fällt besonders in die Augen. Bei der Mehrzahl der Arten ist sie weiß in allen möglichen Abstufungen vom reinsten Kreideweiß bis zu schmutzigen Farbentönen, oder andererseits zu farblosen, wasserhellen Kolonien. Bei anderen Arten ist sie gelb, rot, braun, blau oder violett, ebenfalls in allen möglichen Nüancen, oder die Gelatine wird in der Umgebung der Kolonie, meist blaugrün fluorescierend, gefärbt.

Auch die in der Gelatine eingeschlossenen Kolonien zeigen oft recht charakteristische Eigenschaften, im allgemeinen aber in weit geringerem Grade, als die oberflächlich gelegenen. Gewöhnlich wird auch der Farbenton, den die Kolonien unter dem Mikroskop zeigen, angegeben; das ist aber ein Merkmal von sehr zweifelhaftem Werte. Denn die Färbung der Kolonien erscheint außerordentlich verschieden, je nachdem man sie mit enger oder weiter Blende betrachtet, nach den Beleuchtungsverhältnissen im allgemeinen und je nach ihrer Lage in der Gelatine.

Die Strichkulturen auf Agar lassen ähnliche Eigenschaften erkennen wie die Plattenkulturen, nur ist die Zahl der Merkmale wesentlich beschränkter. Etwas anders verhalten sich die Stichkulturen, namentlich in Gelatine, wo man zwei Teile, die im Stich und die an der Oberfläche sich entwickelnden Kolonien, zu unterscheiden hat. Der Stich giebt auch schon darüber Aufschluß, ob die betreffende Art fakultativ anaërob wächst oder nicht. Die flüssigen Nährmedien sind insofern von Wichtigkeit, als sie von manchen Arten getrübt werden, von anderen nicht; mitunter bilden sich auch Häutchen an der Oberfläche oder es setzen sich Flocken an den Glaswänden an etc.

Es wäre überflüssig, hier auf alle vorkommenden und möglichen Eigenschaften der Bakterienkolonien hinzuweisen, da sich doch mit dem Auffinden neuer Bakterien immer wieder neue Eigenschaften einstellen würden. Eins muß aber hier noch besonders hervorgehoben werden, daß nämlich, leider! alle Kulturmerkmale in größerem

oder geringerem Grade inkonstant sind und sich früher oder später einmal ändern können. Ein zweites „leider" kann man zu der Thatsache setzen, daß uns die Umstände, unter denen solche Veränderungen zu geschehen pflegen, noch zum weitaus größten Teile unbekannt sind und wir daher auch nicht in der Lage sind, denselben vorzubeugen oder die bereits eingetretenen wieder zu beseitigen. Wir müssen also den Kulturmerkmalen stets mit einer wachsamen Kritik gegenüberstehen, namentlich bei Arten, die schon längere Zeit im Laboratorium gezüchtet wurden und die fast immer in irgend einer Hinsicht kleinere oder größere Aenderungen in ihren Kulturmerkmalen erlitten haben. Man kann sich von den Kulturmerkmalen noch nicht emanzipieren, sie sind ein notwendiges Uebel, welches der Bakteriensystematik voraussichtlich noch lange anhaften wird.

Die Verflüssigung oder Nichtverflüssigung der Gelatine durch Bakterien ist durchaus keine so feststehende und unveränderliche Eigenschaft, als man im allgemeinen annimmt. Ein und dieselbe Art vermag im Lauf der Zeit sich sehr in dieser Beziehung zu ändern, Arten, die anfangs Gelatine verflüssigten, können diese Eigenschaft nach und nach verlieren, und umgekehrt. Man kann auch durch fortgesetzte Auswahl der am meisten und der am wenigsten verflüssigenden Kolonien auf Plattenkulturen nach und nach, von einem Keim ausgehend zu einer stark und einer schwach oder gar nicht verflüssigenden Form gelangen, wie mir dies beim B. prodigiosus gelungen ist. Eine Erklärung für die Aenderung im Verflüssigungsvermögen besitzen wir nicht. Außer diesen unzweifelhaft in der Aenderung der Eigenschaften einer Art selbst liegenden Erscheinungen, bestehen jedoch noch zwei andere Ursachen zur Erklärung der Aenderung im Verflüssigungsvermögen. Dieselbe Art verhält sich gegenüber Nährsubstraten von verschiedenem Gehalt an Gelatine sehr verschieden; während 5-proz. Gelatine noch rasch verflüssigt wird, ist 10-proz. schon sehr viel widerstandsfähiger und 15- oder 20-proz. wird vielleicht kaum noch erweicht. Dann aber spielt die Temperatur eine bedeutende Rolle und ein Unterschied von 1° kann, wenn die Temperatur überhaupt einmal erst 20° C erreicht hat, außerordentliche Unterschiede herbei führen. Bei Arten, welche überhaupt nur ein geringes Verflüssigungsvermögen besitzen, spielen also Unterschiede in der Konzentration der Gelatine und der Temperatur, bei welcher sie gezüchtet werden, eine große Rolle; daher kommt es, daß manche Art von einem Forscher als verflüssigend, von dem anderen als nicht verflüssigend angegeben wird. Man muß aus diesem Grunde bei so zweifelhaften Arten immer die Konzentration der Gelatine und die Temperatur, bei welcher durch die Bakterien eine Verflüssigung stattfand, angeben. Erwünscht ist es, bei Beschreibung neuer auf dieser Grenze des Verflüssigungsvermögens stehenden Arten auch die Temperatur anzugeben, bei welcher die nicht infizierte, bei den Versuchen benützte Gelatine sich zu verflüssigen beginnt. Daß Gelatine durch Bakterien, die sie sonst nicht verflüssigen, unter Temperaturen, die ihrem Verflüssigungspunkt nahe kommen, verflüssigt werden kann, wurde auch von Pane (83) bei Streptococcus pyogenes konstatiert. Die Verflüssigung beruht wahrscheinlich immer auf der Ausscheidung eines peptonisierenden Fermentes (Sternberg 118), welches jedoch je nach

der Kulturform oft in so geringer Menge produziert wird, daß nur eine Erweichung des Nährbodens stattfindet.

Eine gewisse Bedeutung hat auch die Kultur auf gefärbten Nährböden zu beanspruchen. SPINA (117) verwendete außer Indigo insbesondere Methylenblau und stellte fest, daß ein Teil der Bakterienarten den Farbstoff reduziert, ein anderer ihn unverändert läßt. ROZSAHEGYI (101) glaubt die Entfärbung des Nährbodens allerdings wenigstens teilweise darauf zurückführen zu können, daß die Bakterien selbst sich färben und dadurch den Farbstoff dem Nährboden entziehen, eine Ansicht, die jedoch nicht ganz richtig ist. Wir wissen, daß eine vollkommene Entfärbung von Agar, welcher durch indigschwefelsaures Natron stark blau gefärbt ist, bei anaëroben Bakterien eintritt. Ferner unterliegt es keinem Zweifel, daß eine eigentliche Färbung der Bakterien erst bei ihrem Absterben eintritt, insbesondere bei dem so giftigen Methylenblau oder Methylviolett. Das lebende Plasma nimmt diese Farbstoffe nicht auf. CAHEN (24) und PETRUSCHKY (91) haben die Reduktion von Lackmus durch Bakterien beobachtet. Dieser Farbstoff dient noch gleichzeitig als Indikator für Säure- oder Alkalibildung. BIRCH-HIRSCHFELD (9, 10) fand, ähnlich wie ROZSAHEGYI, daß sich Bakterien in gefärbten Lösungen färben, besonders soll das Phloxinrot die Sporen deutlich färben. Hier liegt ebenfalls ein Irrtum zu Grunde; Sporen färben sich in lebenskräftigem Zustande noch viel weniger, als vegetative Zellen und was BIRCH-HIRSCHFELD als gefärbte Sporen gesehen hat, sind höchstens Plasmaballen in bereits abgestorbenen Zellen gewesen. Daß sich die äußersten Schichten der Bakterienmembranen färben können, auch im lebenden Zustande, kommt allerdings vor, aber keine Färbung des lebenden Plasmas. GASSER (38) beobachtete auf mit gefärbten Nährböden hergestellten Plattenkulturen eine Färbung der Typhusbacillus-Kolonien, während sich die umgebende Gelatine gleichzeitig entfärbte. Ich habe diese Versuche nachgeprüft, kann die Angaben GASSER's jedoch nicht bestätigen; eine Entfärbung der Gelatine erfolgt oft in kaum nennenswertem Grade, oft allerdings deutlich; eine Färbung der Kolonie, die wesentlich stärker wäre, als die der umgebenden Gelatine, habe ich nicht oft beobachtet. LEGRAIN (71) fand ebenfalls einen Organismus, der mit Anilinfarben gefärbe Nährböden rasch zu entfärben vermag und dabei starke alkalische Reaktion derselben herbeiführt. Ueberhaupt steht die Entfärbung der Nährböden, soweit es sich um Anilinfarben handelt, gewöhnlich im Zusammenhang mit Alkaliproduktion.

Bisher ist auf diese Eigenschaft der Bakterien, gefärbte Nährböden zu entfärben, viel zu wenig Wert gelegt worden; sie verspricht vielfach ein gutes Mittel zur Differenzierung verschiedener Arten zu werden.

Fast gleichzeitig wurde von BUJWID (19) und PÖHL (93) eine eigentümliche chemische Reaktion der Cholerakulturen entdeckt, eine Rotfärbung der Bouillon oder der verflüssigten Gelatine bei Zusatz von reiner Salzsäure. Dieses Cholerarot ist nach BRIEGER (15, 16) ein Indolderivat. Indol wird aus Albuminaten stets durch Cholerabakterien gebildet, nur bei Gegenwart von Nitritin bildet sich jedoch bei Zusatz von Mineralsäuren die Rotfärbung (Nitrosoindolreaktion). Dieselbe rief bald zahlreiche Nachprüfungen hervor, aus denen schließlich hervorging, daß die Cholerabakterien in der That Nitrate zu Nitriten zu reduzieren vermögen und daß sie Indol bilden, wodurch die Reaktion erklärt wird, daß aber diese Eigenschaften durchaus

nicht den Cholerabakterien allein, sondern sehr vielen anderen auch zukomme. Es stellte sich auch heraus, daß von vielen Bakterienarten nur Indol produziert wird, aber Nitrate nicht zu Nitriten reduziert werden. Enthält jedoch der Nährboden an sich oder die zugesetzte Säure nur Spuren von salpetriger Säure, so tritt dennoch die Nitrosoindolreaktion ein.

Das Zustandekommen der Nitrosoindolreaktion ist übrigens von verschiedenen Faktoren abhängig, die anfangs nicht beachtet wurden, was die Nichterfolge vieler Bakteriologen, wie ALI COHEN (4), ZÄSLEIN (135) und anderer erklärt. BUJWID (20) empfahl eine 2-proz. Peptonlösung mit $^1/_2$ Proz. Kochsalzzusatz und zur Auslösung der Reaktion Salzsäure. PETRI (87) verwendet nur Schwefelsäure und giebt an, daß die Cholerarotreaktion am stärksten einträte, wenn die Kulturen 24 Stunden im Brütschrank verweilt hätten. BEYERINCK (8) zeigt, daß ein zu hoher Prozentgehalt der Bouillon an Pepton, dem Eintreten der Nitrosoindolreaktion hinderlich ist, und empfiehlt nur eine $^1/_2$-proz. Nitrate konnte er in seiner Nährbouillon nicht nachweisen. GORINI (41) macht darauf aufmerksam, daß beim Vorhandensein von durch Cholerabakterien vergärbaren Kohlehydraten kein Indol von Cholerabakterien gebildet werde, oder erst nach Verzehrung der Kohlehydrate, weshalb man bei der Auswahl des Peptons sich durch die Biuretreaktionen von der Abwesenheit von Kohlehydraten überzeugen muß. BLEISCH (11) weist darauf hin, daß auch manche Peptone so arm an Nitraten sind, daß eine Nitritbildung nicht stattfinden kann und deshalb die Nitrosoindolreaktion unterbleibt. Liefert deshalb ein Pepton nicht mit Diphenylamin eine deutliche, wenn auch schwache Reaktion, so ist durch Zufügung von Nitraten abzuhelfen. Selbstverständlich darf der Nährboden keine Spuren von Nitriten enthalten.

Gegenwärtig stellt man die Nitrosoindolreaktion am besten mit Kulturen an, die 24 Stunden in einer Peptonkochsalzbouillon (100 aqu. dest. 1 Proz. Pepton WITTE-Rostock, 0,5 Proz. Chlornatrium) im Brutschrank gewachsen sind. Als Säure ist reine Schwefelsäure zu verwenden. Die Nitrosoindolreaktion ist dann vielfach auch bei anderen Bakterien nachgewiesen und oft differential-diagnostisch benutzt worden, so von KITASATO (62), NEISSER (80), PALMIRSKI und ORLOWSKI (84) u. a. Sie hat längst ihr Ansehen als spezifisches Reagens auf Cholerabakterien verloren, aber dennoch bildet sie ein gutes Mittel, gewisse Gruppen unter den Bakterien zu unterscheiden. Uebrigens macht BEYERINCK noch auf ein besonders empfindliches Mittel zum Nachweis des Indols aufmerksam, und LUNKEWICZ (74) giebt eine von ILOSVAY vorgeschlagene Modifikation der GRIESS'schen Naphthylaminreaktion an, durch welche noch ganz minimale Spuren von salpetriger Säure nachgewiesen werden.

Zu den Farbenreaktionen gehört auch die durch Säure- oder Alkalibildung bewirkte Aenderung im Farbenton von mit Lackmus versetzten Nährböden. PETRUSCHKY (91) wandte Lackmusmolke an, von anderen wurde Lackmus-Bouillon oder -Gelatine verwendet. Es ist dabei zu bemerken, daß ein Vorhandensein von Kohlehydraten in der Regel Säurebildung veranlaßt, während später die durch Eiweißzersetzung hervorgerufene Alkalibildung nach und nach die freie Säure neutralisiert und schließlich eine alkalische Reaktion bewirkt. Die Lackmusnährböden können deshalb in den ersten Tagen rote,

später neutrale und schließlich alkalische Reaktion anzeigen, man thut also gut, diese Verhältnisse bei etwaigen Angaben zu berücksichtigen.

Die Beschaffenheit der Nährböden ist nicht nur für das Aussehen der Kulturen, sondern auch für das ganze Wachstum derselben von größter Bedeutung. An erster Stelle steht die Reaktion des Nährbodens. Es giebt selbstverständlich keinen Alkalitätsgrad, der für alle Bakterien ein Optimum darstellt, ebensowenig, wie es eine für alle Bakterien gleichliegende obere oder untere Grenze — über den Neutralitätspunkt hinaus — giebt. Manche Arten, wie die Cholerabacillen, sind äußerst empfindlich gegen die geringsten Spuren von Säure, gedeihen aber noch in recht stark alkalischen Lösungen; andere, wie die Typhusbacillen, sind weniger empfindlich und wachsen noch auf Nährböden mit deutlich saurer Reaktion (KITASATO 63). DAHMEN (25) weist darauf hin, daß die Cholerabakterien bei Vorhandensein von 8 Proz. Soda noch gut gedeihen, während sie bei sehr schwacher Alkalität gar nicht oder sehr langsam wachsen, woraus sich der häufig negative Befund bei Untersuchungen auf Cholerabakterien erklären läßt. HESSE (49) fand einen Gehalt der Nährböden von 0,01—0,023 Proz. am günstigsten für Cholerabakterien. Gewisse Sumpfwasserbakterien kommen nach POHL (94) ebenfalls nur bei einem stark alkalischen Nährboden gut zur Entwickelung. Ueberhaupt spielt gerade bei der Massenuntersuchung die Reaktion der Nährböden, wie von verschiedenen Seiten, u. a. von SEDGWICK und PRESCOTT (114) gezeigt wurde, eine große Rolle. Daß die früher allgemein verbreitete Ansicht, Bakterien wüchsen überhaupt nicht auf sauren Nährböden, durchaus falsch ist, wurde schon von SCHLÜTER (107) bei einer seht großen Anzahl von Bakterien gezeigt und später für viele andere Arten, so von TURRÓ (123) für Streptokokken nachgewiesen.

Im allgemeinen wird man freilich einen Nährboden wählen, der schwach alkalisch ist, denn wenn derselbe auch nicht für alle Arten die besten Bedingungen gewährt, so wachsen doch wenigstens alle Arten auf ihm, was von einem Nährboden mit anderer Reaktion durchaus nicht behauptet werden kann. Ferner muß man schon deshalb einen Nährboden von stets gleichartiger Reaktion für alle systematischen Untersuchungen wählen, weil das Aussehen der Kolonien auf Nährböden von verschiedener Reaktion sehr ungleich sein kann oder man muß anderenfalls bei der Beschreibung einer Bakterienart wenigstens den Alkalitätsgrad der benutzten Nährböden angeben. Besser und für die Vergleichung der Arten natürlich viel einfacher ist es aber, wenn die Beschreibung der Kolonien, z. B. auf Gelatineplatten, sich ein für allemal auf eine Gelatine von ganz bestimmter Alkalität bezieht, was wenigstens annähernd stets zu erreichen sein dürfte.

Nicht minder bedeutungsvoll für das Aussehen der Kolonien ist die Konzentration des Nährbodens. Wenn BUCHNER (18) auch gezeigt hat, daß von den Bakterien nützlichen Stoffen eine verhältnismäßig große Quantität vertragen wird, so wirkt deren größere Konzentration doch wesentlich auf die Entwickelung der Bakterien ein. Besonders auffällig tritt diese Erscheinung bei einer Steigerung des Gelatinegehaltes hervor; die Verschiedenheit der Kolonien derselben Art bei schwach- und starkprozentiger Gelatine kann eine so auffallende sein, daß man glauben könnte, ganz verschiedene Arten vor sich zu haben. Vielleicht können diese Erscheinungen auch zur Unterscheidung ähnlicher Arten verwendet werden, wie dies von KLIE (64) versucht

wurde. Jedenfalls aber zeigen diese Thatsachen, wie außerordentlich wichtig es ist, der Beschreibung von Bakterienkolonien nur Kulturen auf einer Gelatine von ganz bestimmter Zusammensetzung zu Grunde zu legen, sonst dürfte eine Wiedererkennung der ohnehin nicht leicht zu beschreibenden Kolonien vielfach recht schwierig sein und zu Verwechselungen Veranlassung geben.

Zu erwähnen ist noch, daß von KOPP (65) Schilddrüsennährboden, von HENSEN (48) Nierenextraktnährboden, von KOTLAR (66) Pankreassaftböden verwendet wurden, um die Einwirkung der dabei in Frage kommenden Stoffe auf das Wachstum der Bakterien zu prüfen, doch haben die Ergebnisse einen mehr physiologischen Wert.

Litteratur.

1) **Abel** *und* **Dräher**, *Das Hühnerei als Kulturmedium für Choleravibrionen, Centralbl. f. Bakter. Bd. XVII* 1895 *p.* 85.
2) **Acosta** *und* **Grande Rossi**, *Medios de cultivo. — Nuovo procedimiento para preparar gelatina, Cronica medico-quirurgica* 1892 *No.* 14, *Refer. Centralbl. f. Bakter. Bd XIII p.* 207.
3) **Albot**, *An improvement in the method of preparing bloodserum for use in bacteriology, Medical News* 1887 *Vol. I No.* 8.
4) **Ali-Cohen**, *Zur Frage von der Cholerareaktion, Fortschritte der Medizin* 1888 *No.* 6.
5) **Banti**, *Ueber die Reinkulturen in Tuben mit Agar und mit Blutserum, Centralbl. f. Bakt. Bd. XVIII p.* 208.
6) — — *Eine einfache Methode, die Bakterien auf dem Agar und dem Blutserum zu isolieren, Centralbl. f. Bakter. Bd. XVII* 1895 *p.* 556.
7) **Beneke**, *Zur Methodik der Gelatinestichkultur, Centralbl. f. Bakteriologie Bd. XIV* 1893 *p.* 174.
8) **Beyerinck**, *Notiz über die Cholerarotreaktion, Centralbl. f. Bakter. Bd. XII* 1892 *p.* 715.
9) **Birch-Hirschfeld**, *Ueber die Züchtung von Spaltpilzen in gefärbten Nährmedien, Centralbl. f. Bakter. Bd. III* 1888 *p.* 447.
10) — — *Ueber die Züchtung von Typhusbacillen in gefärbten Nährlösungen, Archiv f. Hygiene Bd. VII p.* 341.
11) **Bleisch**, *Ueber einige Fehlerquellen bei Anstellung der Cholerarotreaktion und ihre Vermeidung, Zeitschr. f. Hygiene Bd. XIII* 1893.
12) — — *Ein Apparat zur Gewinnung klaren Agars ohne Filtration, Centralbl. f. Bakter. Bd. XVII* 1895 *p.* 360.
13) **Bolton**, *A method of preparing potatos for bacterial cultures, Medical News* 1887 *Vol. I No.* 12.
14) **Bockhart**, *Ueber eine neue Zubereitung von Fleisch als fester Nährboden für Mikroorganismen, Centralbl. f. Bakter. Bd. IV* 1888 *p.* 61.
15) **Brieger**, *Ueber die Entstehung des Cholerarotes, sowie über Ptomaine aus Gelatine, Deutsche med. Wochenschr.* 1887 *No.* 22.
16) — — *Zur Kenntnis der Aetiologie des Wundstarrkrampfes nebst Bemerkungen über das Cholerarot, Deutsche med. Wochenschr.* 1887 *p.* 303.
17) **Brunner**, *Notiz zur Methode der Isolierung von Bakterien auf Agarplatten und im Reagensglase, Centralbl. f. Bakteriol. Bd. XVIII p.* 59.
18) **Buchner**, *Ueber den Einfluß höherer Konzentration des Nährmediums auf Bakterien, Centralbl. f. Bakter. Bd. VIII* 1890 *p.* 65.
19) **Bujwid**, *Eine chemische Reaktion für die Cholerabakterien, Zeitschr. f. Hygiene Bd. II* 1887 *p.* 52.
20) — — *Zur Frage von der Cholerareaktion, Centralbl f. Bakter. Bd. III* 1888 *p.* 169.
21) — — *Eine neue biologische Reaktion für die Cholerabakterien, Centralbl. f. Bakt. Bd. XII* 1892 *p.* 595.
22) **Bumm. E.**, *Menschliches Blutserum als Nährboden für pathogene Mikroorganismen, Deutsche med. Wochenschr.* 1885 *No.* 53.
23) **Burri**, *Ueber einige zum Zwecke der Artcharakterisierung anzuwendende bakteriologische*

Untersuchungsmethoden nebst Beschreibung von zwei neuen aus Rheinwasser isolierten Bakterien, Zürich 1893.

24) **Cahen**, *Ueber das Reduktionsvermögen der Bakterien*, *Zeitschr. f. Hygiene Bd. II* 1887 *p.* 386.

25) **Dahmen**, *Die Nährgelatine als Ursache des negativen Befundes bei Untersuchung der Faeces auf Cholerabacillen, Centralbl. f. Bakter. Bd. XII* 1892 *p.* 620.

26) **Dal Pazzo**, *Das Eiweifs der Kibitzeier als Nährboden für Mikroorganismen, Med. Jahrbücher* 1887 *p.* 523.

27) **Deycke**, *Ueber einen neuen elektiven Nährboden für Cholerabacillen, Deutsche med. Wochenschr.* 1893 *No.* 37.

28) — — *Die Benutzung von Alkalialbuminaten zur Herstellung von Nährböden, Centralbl. f. Bakter. Bd. XVII* 1895 *p.* 241.

29) — — *Weitere Erfahrungen über die Benutzung von Alkalialbuminaten zur Herstellung von Nährböden, Deutsche med. Wochenschr.* 1894 *No.* 25.

30) **Drossbach**, *Aus der bakteriologischen Praxis, Centralbl. f. Bakter. Bd. XII* 1892 *p.* 653.

31) — — *Plattenverfahren zur Reinkultur von Mikroorganismen auf flüssigen Nährböden, Centralbl. f. Bakter. Bd. XIII* 1893 *p.* 455.

32) **Eisenberg**, *Bemerkungen über Kartoffeldauerkulturen nach der Methode des Prof. J. Soyka, Centralbl. f. Bakter. Bd. III* 1888 *p.* 216.

33) **v. Esmarch, E.**, *Die Bereitung der Kartoffel als Nährboden für Mikroorganismen, Centralbl. f. Bakt. Bd. I* 1887 *p.* 26.

34) — — *Zeitschr. f. Hygiene Bd. I* 1886 *p.* 293.

35) **Foth**, *Zur Frage der Sporenfärbung, Centralbl. f. Bakt. Bd. XI* 1892 *p.* 272.

36) **Fraenkel**, *Beiträge zur Kenntnis des Bakterienwachstums auf eiweifsfreien Nährböden, Hygienische Rundschau Bd. IV* 1894 *p.* 769.

37) **v. Freudenreich**, *Ueber eine Verbesserung des Plattenverfahrens, Centralbl. f. Bakter. Bd. XV* 1894 *p.* 643.

38) **Gasser**, *Culture du bacille typhique sur milieux nutritifs colorés, Archive de méd. expér. et d'anat. path.* 1890 *No.* 6.

39) **Ghon und Schlagenhauser**, *Beitrag zur Züchtung des Gonococcus Neisser, Wiener klin. Wochenschr.* 1893 *p.* 619.

40) **Globig**, *Ueber Bakterienwachstum bei* 50 — 70°, *Zeitschr. f. Hygiene Bd. III* 1887 *p.* 295.

41) **Gorini**, *Anmerkung über die Cholerarotreaktion, Centralbl. f. Bakter. Bd. XIII* 1893 *p.* 790.

42) **Grosglik**, *Ueber Agar- und Blutserumplatten in Reagensgläsern, Centralbl. f. Bakter. Bd. XVII* 1895 *p.* 826.

43) **Haegler**, *Zur Agarbereitung, Centralbl. f. Bakter. Bd. XVII* 1895 *p.* 558.

44) **Hammerl**, *Ueber die in rohen Eiern durch das Wachstum von Choleravibrionen hervorgerufenen Veränderungen, Zeitschr. f. Hygiene Bd, XVIII p.* 1.

45) **Heim**, *Zählebige Keime in Gelatine, Centralbl. f. Bakter. Bd. XIII* 1893 *p.* 649.

46) — — *Zur Bereitungsweise von Nährmitteln, Centralbl. f. Bakter. Bd. XVII* 1895 *p.* 190.

47) **Heller** *in Berliner klin. Wochenschr.* 1890 *No.* 39.

48) **Hensen**, *Ueber Wachstum einiger Spaltpilzarten auf Nierenextraktnährböden, Centralbl. f. Bakter. Bd. XVII* 1895 *p.* 401.

49) **Hesse**, *Ueber den Einfluss der Alkalescens des Nährbodens auf das Wachstum der Bakterien. Zeitschr. f Hygiene Bd. XV p.* 183.

50) **Holm**, *Sur les méthodes de culture pure et spécialement sur la culture sur plaques de Koch et la limite des erreurs de cette méthode, Compt. rend. des travaux du labor. de Carlsberg T. III* 1891 *p.* 1.

51) **Holten**, *Weitere Beiträge zur bakteriologischen Technik, Centralbl. f. Bakter. Bd. XI* 1892 *p.* 87.

52) — — *Zur Reinkultivierung auf flüssigen Nährböden, Centralbl. f. Bakter. Bd. XIII* 1893 *p* 752.

53) **Holz, Max**, *Experimentelle Untersuchungen über den Nachweis der Typhusbacillen, Zeitschr. f. Hygiene Bd. VIII* 1889 *p.* 143.

54) **Hueppe**, *Ueber die Verwendung von Eiern zu Kulturzwecken, Centralbl. f. Bakter. Bd. IV* 1888 *p.* 80.

55) — — *Ueber Blutserumkulturen, Centralbl. f. Bakter. Bd. I* 1887 *p.* 607.

56) — — *Die Methoden der Bakterienforschung, V. Aufl.* 1891.

57) **Inghilleri**, *Ueber das Verhalten einiger Mikroorganismen in Bouillonkulturen, welche die Bujwid'sche Reaktion geben, Ref. Centralbl. f. Bakt. Bd. XV p* 688.

58) **Kamen**, *Ein neues Kulturgefäfs, Centralbl. f. Bakt. Bd. IX* 1891 *p.* 165.

59) **Karlinsky**, *Eine Vorrichtung zum Filtrieren vollständig klaren Agar-Agars, Centralbl. f. Bakt. Bd. VIII* 1890 *p.* 643.

60) **Kaufmann**, *Ueber einen neuen Nährboden für Bakterien, Centralbl. f. Bakter. Bd. X* 1891 *p.* 65.

61) **Kirchner**, *Ueber die Einwirkung des Chloroforms auf Bakterien, Zeitschr. f. Hygiene Bd. VIII* 1890 *p.* 465.

62) **Kitasato**. *Die negative Indolreaktion der Typhusbacillen im Gegensatz zu anderen ähnlichen Bacillenarten, Zeitschr. f. Hygiene Bd. VII* 1889 *p.* 515.

63) — — *Ueber das Verhalten der Typhus- und Cholerabacillen zu säure- oder alkalihaltigen Nährböden, Zeitschr. f. Hygiene Bd. III* 1888 *p.* 408.

64) **Klie, Joh.**, *Untersuchungen des Wachstums von Bact. typhi abdominalis und Bact. coli commune in Nährböden mit verschiedenem Prozentgehalt an Gelatine bei verschiedenen Temperaturen, Centralbl. f. Bakter. Bd. XX* 1896 *p.* 49.

65) **Kopp**, *Ueber Wachstumsverschiedenheit einiger Spaltpilze auf Schilddrüsennährboden, Centralbl. f. Bakt. Bd XVII* 1895 *p.* 81.

66) **Kotlar**, *Ueber den Einfluß des Pankreas auf das Wachstum einiger pathogener Spaltpilze, Centralbl. f. Bakt. Bd. XVII* 1895 *p.* 145.

67) **Kruse**, *Eine allgemein anwendbare Verbesserung des Plattenverfahrens, Centralbl. f. Bakt. Bd. XV* 1894 *p.* 419.

68) **Kühne**, *Kieselsäure als Nährboden für Organismen, Zeitschr. f. Biologie Bd. XXVII Neue Folge Bd. IX* 1890 *Heft* 1.

69) **Kuprianow**, *Zur Methodik der keimfreien Gewinnung des Blutserums, Centralbl. f. Bakt. Bd. XV* 1894 *p.* 458.

70) **de Lagerheim**, *Macaroni als fester Nährboden, Centralbl. f. Bakt. Bd XI* 1892 *p.* 147.

71) **Legrain**, *Contribut à l'étude de la culture des bactéries sur les milieux colorés, Ann. de l'Inst. Pasteur* 1891 *p.* 705.

72) **Lipež, F.**, *Anwendung eines Kulturglases statt Platten zur Untersuchung der pathologischen Produkte auf Mikroorganismen, Centralbl. f. Bakt. Bd. I* 1887 *p* 401.

73) **Lunkewicz**, *Beitrag zur bakteriologischen Technik, Centralbl. f. Bakt. Bd. XV* 1894 *p.* 42.

74) — — *Eine Farbenreaktion auf die salpetrige Säure der Kulturen der Cholerabacillen und einiger anderer Bakterien, Ref Centralbl. f. Bakter. Bd. XVI p.* 945.

75) **Maassen**, *Beiträge zur Differenzierung einiger dem Vibrio der asiatischen Cholera verwandter Vibrionen und kurze Angaben über eiweißfreie Nährböden von allgemeiner Anwendbarkeit, Arbeiten aus dem Kais. Gesundheitsamt Bd. IX* 1894 *p.* 401.

76) **Marpmann**. *Mitteilungen aus der Praxis, Centralbl. f. Bakt. Bd. X* 1891 *p.* 122.

77) — — *Praktische Mitteilungen, Centralbl. f. Bakt. Bd. X* 1891 *p.* 458.

78) **Martin**, *Note sur la culture du bacille de la tuberculose, Arch. de méd expér. et d'anat. path* 1889 *p.* 77.

79) **Nastukoff**, *Ueber Nährböden von Eigelb für Bakterienkulturen (Russisch), Wratsch* 1893 *No.* 33 *u.* 34, *Ref. Centralbl f. Bakt. XVII p.* 492.

80) **Neisser**, *Ueber einen neuen Wasservibrio, der die Nitrosoindolreaktion liefert, Inaug.-Dissert. Berlin* 1893.

81) **Nocard et Roux**, *Sur la culture du bacille de la tuberculose, Ann. de l'Inst. Pasteur* 1892 *p.* 783.

82) **Nuttall**, *Einige Beiträge zur bakteriologischen Technik, Centralbl. f. Bakt. Bd. XI* 1892 *p.* 536.

83) **Van Overbeck de Meyer**, *Ueber die Bereitung des Nähragars, Centralbl f. Bakt. Bd. IX* 1891 *p.* 163.

84) **Palmirski und Orlowski**, *Ueber die Indolreaktion in Diphtheriebouillonkulturen. Centralbl. f. Bakter. Bd. XVII* 1895 *p.* 358.

85) **Pone**, *Ueber die Bedingungen, unter welchen der Streptococcus pyogenes die Nährgelatine verflüssigt, Centralbl. f Bakt. Bd. XVI* 1894 *p.* 228.

86) **Petri, R. J.**, *Eine kleine Modifikation des Koch'schen Plattenverfahrens, Centralbl. f. Bakt. Bd. I* 1887 *p.* 279.

87) — — *Ueber die Verwertung der roten Salpetersäure-Indolreaktion zur Erkennung der Cholerabakterien, Arbeiten aus dem Kais. Gesundheitsamt Bd. VI p* 1.

88) — — *Reduktion von Nitraten durch die Cholerabakterien, Centralbl. f. Bakt. Bd. V* 1889 *p.* 561.

89) — — *Ueber den Nährgehalt an Salpetersäure, Centralbl. f. Bakt. Bd. V* 1889 *p.* 457, *Nachtrag dazu p.* 679.

90) **Petri, R. J., und Maassen**, *Ueber die Bereitung von Nährbouillon für bakteriologische Zwecke, Arbeiten aus dem Kais. Gesundheitsamt Bd. VIII No.* 2.

91) **Petruschky, Johannes**, *Bakteriochemische Untersuchungen, Centralbl. f. Bakt. Bd. VI* 1889 *p.* 658.

92) **Petruschky, Johannes**, *Ein plattes Kölbchen (modifizierte Feldflasche zur Anlegung von Flächenkulturen). Centralbl. f. Bakt. Bd. VIII* 1890 *p.* 609.
93) **Pöhl** *in Jahrb. d. Deutsch. chem. Gesellsch. Bd.* 19 *p.* 1162.
94) **Pohl**, *Ueber Kultur und Eigenschaften einiger Sumpfwasserbacillen und über die Anwendung alkalischer Nährgelatine, Centralbl. f. Bakt. Bd. XI* 1892 *p.* 141.
95) **Van Puteren**, *Ueber die Herstellung von festen Nährböden aus Milch zu Mikroorganismenkulturen (Russisch), Wratsch* 1888 *No* 15, *Ref. Centralbl. f. Bakter. Bd V* 1889 *p.* 181.
96) **Raskin, Marie**, *Zur Züchtung der pathogenen Mikroorganismen auf aus Milch bereiteten festen und durchsichtigen Nährböden. Petersburger med. Wochenschr.* 1887 *No.* 43
97) **Reinsch**, *Auf kaltem Wege sterilisierte eiweifshaltige Nährböden, Centralbl. f. Bakt. Bd. XII* 1892 *p.* 80.
98) **Rösaler**. *Ueber Kultivierung von Crenothrix polyspora auf festem Nährboden, Arch. d. Pharmacie Bd. CCXXXIII* 1895 *p.* 189.
99) **Rosenthal, J., und Schulz, O.**, *Ueber Alkali-Albuminat als Nährboden bei bakteriologischen Untersuchungen, Biolog. Centralbl. Bd. VIII* 1888 *p* 307.
100) **Roux**, *De la culture sur pomme de terre, Ann. de l' Inst. Pasteur* 1888 *p.* 28.
101) **v. Rozsahegyi**, *Ueber das Züchten von Bakterien in gefärbter Nährgelatine, Centralbl. f. Bakter. Bd. II* 1887 *p.* 418.
102) **Sander** *Ueber das Wachstum von Tuberkelbacillen auf pflanzlichen Nährböden, Arch. f. Hygiene Bd. XVI Heft* 3.
103) **Schenk**, *Fester Nährboden zur Züchtung von Mikroorganismen, Allgem. Wiener med. Zeitung Bd. XXXII* 1887 *No.* 18.
104) **Schiller**, *Beitrag zum Wachstum der Typhusbacillen auf Kartoffeln, Arbeiten aus dem Kais. Gesundheitsamt Bd. V p.* 312.
105) **Schimmelbusch, C.**, *Eine Modifikation des Koch'schen Plattenverfahrens, Fortschr. d. Medizin* 1888 *No* 16.
106) **Schloffer**, *Ueber die Verwendung des Harnagar zur Züchtung des Diphtheriebacillus, Centralbl. f. Bakter. Bd. XIV* 1893 *p.* 657.
107) **Schlüter**, *Das Wachstum der Bakterien auf saurem Nährboden, Centralbl. f. Bakter. Bd. XI* 1892 *p.* 589.
108) **Schottelius**, *Einige Neuerungen an bakteriologischen Apparaten, Centralbl f. Bakter. Bd. II* 1887 *p.* 97.
109) **Schröter, J.**, *Ueber einige durch Bakterien gebildete Pigmente, Beiträge zur Biologie Bd. I* 1872 *Heft* 2.
110) **Schulz**, *Ueber die Bereitung des flüssigen Blutserums. Centralbl. f. Bakt. Bd. V* 1889 *p.* 337.
111) — — *Zur Frage von der Bereitung einiger Nährsubstrate, Centralbl f. Bakt. Bd. X* 1891 *p.* 52.
112) **Schutz**, *A rapid method of making nutrient agar-agar, Bull. of the Johns Hopkins Hosp. III No.* 24 *p.* 92.
113) **v. Schweinitz**, *Kulturmedien für biochemische Untersuchungen, The New York med. Journ.* 1893 *March* 18.
114) **Sedgwick** *and* **Prescott**, *On the influence of variations in the composition of nutrient gelatine upon the development of water bacteria, Americ. Public Health Assoc. Bd. XI* 1895 *p.* 450.
115) **Sleskin**, *Die Kieselsäuregallerte als Nährsubstrat, Centralbl. f. Bakt. Bd. X* 1891 *p.* 209.
116) **Smith**. *Das Gärungskölbchen in der Bakteriologie, Centralbl. f. Bakt. Bd. VII* 1890 *p.* 502.
117) **Spina, A.**, *Bakteriologische Versuche mit gefärbten Nährsubstanzen, Centralbl. f. Bakt. Bd. II* 1887 *p.* 71.
118) **Sternberg, George M.**, *Bacteriological Notes: The liquefaction of gelatine by bacteria, Medical News* 1887 *No.* 14.
119) **Tauffer**, *Ueber die Verwendung von Nuclein-Nährböden, Monatshefte f. prakt. Dermatologie Bd. XXI* 1895 *No.* 10.
120) **Timpe**, *Ueber den Einfluss der Eiweifskörper auf die Reaktion der Nährböden, Centralbl. f. Bakt. Bd. XIV* 1893 *p.* 845
121) **Tschutkin**, *Eine vereinfachte Methode der Bereitung von Fleisch-Pepton-Agar, Wratsch* 1890 *No.* 8 (*Russisch*). *Ref. Centralbl. f. Bakt. Bd. IX p.* 208.
122) **Tochtermann**, *Ein aus Blutserum gewonnener sterilisierbarer Nährboden, zugleich ein Beitrag zur Frühdiagnose der Diphtherie, Centralbl. f. klin. Medizin* 1895 *No.* 40.
123) **Turró**, *Ueber Streptokokkenzüchtung auf sauren Nährböden, Centralbl. f. Bakt. Bd. XVII* 1895 *p.* 865.
124) **Unna**, *Ueber eine neue Art erstarrten Blutserums und über Blutserumplatten, Monatsh. f. prakt. Dermatologie Bd V* 1886 *No.* 9

125) **Unna**, *Der Dampftrichter, Centralbl. f. Bakt. Bd IX* 1891 *p.* 749.
126) **Uschinsky**, *Ueber eine eiweißfreie Nährlösung für pathogene Bakterien nebst einigen Bemerkungen über Tetanusgift. Centralbl. f. Bakt. Bd. XIV* 1894 *p.* 316.
127) **Voges**, *Ueber die Verwendung des Uschinsky'schen Nährbodens zur Choleradiagnose, Centralbl f. Bakt. Bd XV* 1894 *p.* 316.
128) — — *Ueber das Wachstum der Cholerabacillen auf Kartoffeln, Centralbl. f. Bakt. Bd. XIII* 1893 *p* 545.
129) **Wertheim, E.**, *Die ascendierende Gonorrhöe beim Weibe, bakteriologische und klinische Studien zur Biologie des Gonococcus Neisser. Arch. f. Gynaekologie Bd XLII* 1894 *Heft* 1.
130) — — *Reinzüchtung des Gonococcus Neisser mittelst des Plattenverfahrens. Deutsche med. Wochenschr.* 1891 *No.* 50.
131) **Wesener**, *Die Bereitung eines festen und durchsichtigen Nährbodens für Bakterien aus Hühnereiern, Centralbl. f. allgem. Pathol. und path. Anat. Bd. V* 1894 *p.* 57
132) **Wilfarth, H.**, *Ueber eine Modifikation der bakteriologischen Plattenkulturen, Deutsche med. Wochenschr.* 1887 *No.* 28.
133) **Winogradsky**, *Recherches sur les organismes de la nitrification, IV Mém., Ann de l'Inst. Pasteur V* 1891 *p.* 92.
134) **Wolny**, *Auf kaltem Wege sterilisierte, eiweißhaltige Nährböden, Centralbl. f. Bakt. Bd. XI* 1892 *p.* 752.
135) **Zäslein**, *Beiträge zur chemischen Reaktion der Kulturen des Cholerabacillus, Deutsche Medizinalzeitung* 1887 *No.* 72.
136) **Zettnow**, *Nährboden für Spirillum Undula majus, Centralbl. f. Bakt. Bd. XIX* 1896 *p.* 393.
137) **Zupnik**, *Zur Agarbereitung, Centralbl. f. Bakt. Bd. XVIII p.* 202.

---

3. Kapitel. Die Farbstoffbildung.

Eine sehr beträchtliche Anzahl der uns bekannten Bakterienarten, weit über 100, zeichnet sich durch die Produktion von verschiedenen Farbstoffen aus, und diese Farbstoffproduktion ist ein ganz vorzügliches Merkmal zur Unterscheidung der Arten. Allerdings ist, wie weiter unten näher erörtert wird, nicht bei allen Pigmentbakterien die Farbstoffproduktion ein konstantes Merkmal, sondern oft sogar ein sehr unzuverlässiges, wie bei Bacillus prodigiosus, Pseudomonas violacea und ianthina, aber es handelt sich bei ihnen doch nur darum, daß sie unter gewissen Bedingungen Farbstoff produzieren, unter anderen nicht, niemals aber kommt es zur Produktion eines anderen Farbstoffes, als des der Art eigentümlichen.

Beyerinck (3) hat die farbstoffbildenden Bakterien in drei Gruppen eingeteilt, in chromophore, chromopare und parachromophore. Bei den chromophoren Bakterien spielt der Farbstoff eine Rolle im Leben der Zelle, „er ist ein integrierender Teil des Körpers und damit auf die nämliche Weise vereint, wie der Chlorophyllfarbstoff mit den Chromatophoren der höheren Pflanzen oder das Hämoglobin mit den Blutkörperchen". Hierher rechnet Beyerinck die roten Schwefelbakterien und die Gelatine nicht verflüssigenden grünen, roten, gelben und braunen Arten. Die chromoparen oder echten Pigmentbakterien sondern den Farbstoff als solchen oder als farbloses Chromogen ab und dieser bildet nur ein nutzloses Exkretionsprodukt. Hierher gehören Bacillus prodigiosus, cyaneofuscus, Pseudomonas pyocyanea, Ps. syncyanea und andere fluorescierende Arten. In der dritten Gruppe, bei den parachromophoren Bakterien, stellt der Farbstoff zwar ebenfalls ein nutzloses Exkretionsprodukt

dar, haftet aber dem Bakterienkörper an, z. B. bei Pseudomonas violacea und Ps. ianthina.

Ich kann dieser Auffassung von BEYERINCK nicht ganz beitreten. Zu denjenigen Bakterien, bei welchen der Farbstoff eine Rolle spielt als Bestandteil des Zellinhaltes, wie das Chlorophyll bei den höheren Pflanzen, kann ich ausschließlich die roten Schwefelbakterien und die grünen Arten rechnen. Gerade bei zahlreichen gelben und roten, die Gelatine nicht verflüssigenden Arten wird der Farbstoff überhaupt gar nicht in der Zelle gespeichert, sondern tritt in Form von Körnern oder Drusen zwischen den Bakterien auf. Dies ist z. B. bei den von OVERBECK (19) beschriebenen pigmentbildenden Arten der Fall. ZOPF (31) giebt allerdings an, daß nur ein Teil der Farbstoffe ausgeschieden wird, während ein anderer in der Zelle verbleibt, und diese Möglichkeit ist selbstverständlich vorhanden. Ich möchte aber nach verschiedenen hierüber angestellten Untersuchungen mehr der Ansicht zuneigen, daß der Farbstoff zwar in der Zelle entsteht, aber immer bald austritt, so daß nur verhältnismäßig wenig Farbstoff dem Zellinhalt selbst angehört. Ob er aber hier wirklich eine biologisch so hervorragende Rolle spielt, erscheint mir doch sehr zweifelhaft, obgleich er bei einer großen Anzahl von chromogenen Arten zu derselben Gruppe von Farbstoffen zu gehören scheint, wie das Chlorophyll oder das Bakteriopurpurin. Es wäre zum mindesten eigentümlich, wenn die Zellen einen für sie wichtigen Stoff ausscheiden sollten. Jedenfalls spielt der Farbstoff dann nicht dieselbe Rolle, wie bei den roten Schwefelbakterien. Daß übrigens der Farbstoff nur in sehr geringen Mengen in der Zelle sich befinden kann, ist leicht festzustellen, wenn man größere Formen der lipochrombildenden Arten mit starken Systemen untersucht. Ich fand eine derartige Form in einem Grabenwasser unweit Karlsruhe, welche ich längere Zeit des prachtvoll roten Farbstoffes wegen kultivierte und dessen Farbstoff von SCHNEIDER (23) unter Bacterium rubrum beschrieben wurde. Diese Art hatte 1,5—2 μ breite und 4—8 μ lange Zellen, aber trotzdem der Farbstoff der Kolonien zu den intensivsten gehörte, die mir vorgekommen sind, erschien der Zellinhalt unter dem Mikroskop vollkommen farblos und nur die äußere Wandschicht zeigte einen schwach roten Ton. Das Gleiche gilt von der allerdings wesentlich kleineren Pseudomonas berolinensis (CLAESSEN 5), welche ich wiederholt sehr eingehend untersuchen konnte. Hier treten die Drusen von blauem Farbstoff zwischen Bakterien mit dem Augenblick auf, wo sich dem unbewaffneten Auge die erste Spur einer Färbung der Kolonien bemerkbar macht, die Zellen selbst bleiben immer farblos. Ich kann deshalb die Ueberzeugung zunächst nicht gewinnen, daß bei diesen Bakterien der Farbstoff ein so integrierender Teil des Zellinhaltes sei, wie etwa das Bakteriopurpurin bei den roten Schwefelbakterien. Darin möchte mich auch das Ergebnis eines Versuchs mit diesen bestärken. Mehrere Wochen in völliger Finsternis gehalten, nimmt das Bakteriopurpurin ebenso erheblich ab, wie in grellem Licht, die Zellen werden nahezu farblos; für Bacterium chrysogloea, egregium, rubrum, Micrococcus rhodochrous u. s. w. ist Licht oder Dunkelheit völlig gleichgiltig hinsichtlich der Farbstoffbildung, wie dies auch von OVERBECK für einige bereits festgestellt wurde.

Auch die Unterscheidung der parachromophoren Bakterien dürfte praktisch häufig auf recht große Schwierigkeiten stoßen. Es läßt sich

mit unseren gegenwärtigen Hilfsmitteln gar nicht entscheiden, ob ein Farbstoff dem Bakterienkörper anhaftet oder in äußerst feiner Verteilung in der Umgebung der Zellen sich befindet, denn ob die sehr geringe Färbung, die man mitunter an den Zellen von Pseudomonas violacea wahrnimmt, wirklich dem Bakterienkörper zukommt oder nur von außen angelagerter Farbstoff ist, kann durch die mikroskopische Untersuchung nicht festgestellt werden. Ebenso schwierig dürfte die Erkennung der parachromophoren Bakterien nach dem von Beyerinck angegebenen Merkmal sein, wonach sie nur unter ganz bestimmten Bedingungen Farbstoff bilden. Dies thun viele andere Arten, wie der B. prodigiosus, B. ruber, B. Kiliensis, auch, und die Bedingungen, unter denen solche Arten Farbstoff bilden oder nicht bilden, sind uns zur Zeit noch sehr wenig bekannt.

Ich halte es daher vorläufig noch für zweckmäßiger, die Pigmentbakterien nach den Eigenschaften der von ihnen gebildeten Farbstoffe zu gruppieren, zumal sich hierbei gewisse natürliche Gruppen erkennen lassen, die auch teilweise systematisch zusammengehören. Freilich kommt es bei mehreren Bakterien zur Bildung von zwei verschiedenen Farbstoffen, wie bei Pseudomonas syncyanea, Ps. aurea, Bacterium erythrogenes, B. Erythromyxa, so daß diese gleichzeitig verschiedenen Gruppen angehören.

I. Gruppe. Bildung von in Wasser löslichen Farbstoffen. Hierher gehören in erster Linie alle fluorescierenden Arten, ferner diejenigen, welche der Gelatine einen roten, braunen oder schwarzen Farbenton verleihen. Schließlich scheint es auch noch einige, mir bisher nicht zu Gesicht gekommene Arten zu geben, welche einen gelben, nicht in die Gelatine diffundirenden, aber dennoch im Wasser löslichen Farbstoff produzieren.

Die Zahl der beschriebenen fluorescierenden Bakterienarten, welche, wie es scheint, sämtlich zu der Gattung Pseudomonas gehören, ist eine ziemlich beträchtliche. Die Fluorescenz ist bei den einzelnen Arten verschieden, indessen scheint nach den Untersuchungen Thumm's doch der ihr zu Grunde liegende Farbstoff überall der nämliche zu sein. Die Verschiedenheiten sind wahrscheinlich auf ungleiche Intensität der Farbstoffbildung, ungleiche Säure- resp. Alkaliproduktion und verschiedene Wachstumsenergie zurückzuführen.

Läßt man zunächst die Pseudomonas pyocyanea und Ps. syncyanea außer Betracht, so kann man nach Thumm (26) annehmen, daß allen fluorescierenden Arten ein und derselbe eigentümliche Farbstoff eigen ist. Dieser Farbstoff stellt eine gelbe, in Wasser lösliche Masse dar, welche in Alkohol, Schwefelkohlenstoff, Aether, Benzin unlöslich ist. Die konzentrierte wässerige Lösung ist orangegelb, die verdünnte gelb. Die Fluorescenz dieser Lösungen ist blau, wird aber durch Zusatz von Alkali je nach der Konzentration dunkelgrün oder moosgrün. Saure Nährböden bedingen zwar nicht eine Unterdrückung der Farbstoffbildung, wohl aber der Fluorescenz, doch kann dieselbe momentan durch Zusatz entsprechender Mengen von Alkali hervorgerufen werden. Durch Reduktionsmittel wird der Farbstoff nicht verändert. Beim Erhitzen verkohlt er unter Entwickelung von nach verbrannten Haaren riechenden Dämpfen, bei weiterer Erhitzung verbrennt er ohne Rückstand. Nach der qualitativen Analyse enthält der Farbstoff Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff (Schwefel ?)

und schließt sich seinem chemischen Verhalten nach den Eiweißkörpern an.

Der gleiche Farbstoff wird auch von Pseudomonas pyocyanea und Ps. syncyanea gebildet, außerdem aber von der letzteren noch ein stahlblauer Farbstoff, von der ersteren nach den Untersuchungen THUMM's kein weiterer, nach Angabe anderer Autoren noch verschiedene weitere Farbstoffe.

Die Literatur über die Farbstoffbildung der fluorescierenden Bakterien ist eine ziemlich umfangreiche und verwickelte, da sich die Angaben der einzelnen Forscher vielfach widersprechen. Es mag davon hier Folgendes angegeben werden:

Im Jahre 1859 gelang es bereits FORDOS (7), aus dem blauen Eiter einen Pyocyanin genannten Farbstoff zu isolieren, den später GESSARD (8—12) in den Kulturen des Bacillus (Pseudomonas) pyocyaneus wiederfand und von dem er später als Oxydationsprodukt einen braunroten Farbstoff, die Pyoxanthose, glaubte aufgefunden zu haben. ERNST stellte zwei verschiedene Varietäten des Bacillus pyocyaneus auf und nahm auch die Produktion verschiedener Farbstoffe durch dieselben an; er konnte durch Ausschütteln mit Chloroform aus den Kulturen der β-Varietät einen Farbstoff erhalten, der azurblaue Krystalle bildet, während derjenige der α-Varietät in grünlich schimmerden Krystallen auftritt. LEDDERHOSE (16) konnte das Pyocyanin durch Chloroform isolieren und das pikrinsaure Salz desselben herstellen; er erhielt als empirische Formel für den Farbstoff $C_{14}H_{14}N_2O$, dieser würde also schwefelfrei sein, während FORDOS bei seinem aus Eiter erhaltenen Pyocyanin einen Schwefelgehalt nachweisen konnte. Derselbe ist jedoch wahrscheinlich auf beigemengte andere Körper zurückzuführen. LEDDERHOSE vermutet die Bildung eines Leukofarbstoffes, welcher als solcher diffundiere und erst durch Berührung mit dem Sauerstoff der Luft zum Farbstoff werde.

KUNZ fand außer dem Pyocyanin und der Pyoxanthose noch einen dritten Farbstoff, welcher, in Wasser und Alkohol löslich, in Chloroform und Aether unlöslich ist, in amoniakalischer Lösung schön grün fluoresciert und im durchfallenden Licht eine gelbe Färbung zeigt (15).

BABES (1) vermochte ebenfalls drei verschiedene Farbstoffe aus Kulturen des B. pyocyaneus zu erhalten. Das Pyocyanin, ferner einen in Wasser löslichen, in Alkohol unlöslichen Farbstoff, dessen Lösung in auffallendem Lichte blaugrün, in durchfallendem Lichte dunkel orangegelb ist und schließlich einen in Wasser und Alkohol löslichen Farbstoff, dessen Lösung in auffallendem Lichte blaugrün, in durchfallendem blau erscheint.

Auch GESSARD (10), auf dessen Arbeiten weiter unten noch mehrfach hingewiesen werden wird, konnte 3 Farbstoffe isolieren, außer dem Pyocyanin noch einen fluorescierenden Farbstoff und einen braunroten, das Pyoxanthin, welches sich am besten auf Kartoffeln und nach ROHRER (21) auf Eigelb entwickelt.

Nach diesen Angaben, die von anderen Forschern wiederholt bestätigt worden sind (vergl. die betr. Notizen unter Pseudomonas pyocyanea), dürfte es wohl als ziemlich sicher gelten, daß dieser Organismus unter gewissen Umständen mehrere Farbstoffe produzieren kann und zwar das Pyocyanin, den fluorescierenden Farbstoff und das Pyoxanthin. Daß THUMM nur einen Farbstoff und zwar nur den fluorescierenden erhalten hat, ist möglicherweise, wie er selbst angiebt,

darauf zurückzuführen, daß sich in dem von ihm benutzten Nährboden bei allen untersuchten Arten und Formen nur der eine Farbstoff bildet. Diese Möglichkeit ist jedoch auch für die anderen fluorescierenden Arten vorhanden; es kann sehr wohl der Fall sein, daß auch die übrigen fluorescierenden Arten unter anderen Lebensbedingungen auch noch andere Farbstoffe produzieren. Indessen ist wohl als sicher anzunehmen, daß der fluorescierende Farbstoff bei allen Arten der nämliche ist.

Einen eigentümlichen Farbstoff bildet neben dem fluorescierenden noch Pseudomonas syncyanea. Er ist sehr leicht zersetzlich und deshalb noch nicht isoliert worden; in saurem Nährboden entsteht er am reichlichsten und ist dann stahlblau, je saurer der Nährboden ist, desto reiner erscheint der blaue Farbenton. Je mehr sich die saure Reaktion verliert, desto schwärzlicher wird der Farbstoff, wird der Nährboden alkalisch, so wird er braunschwarz. Gewöhnlich geht dem Auftreten dieses Farbstoffes eine sehr zarte Rosafärbung der Nährlösung voraus.

Außer diesen fluorescierenden Arten, giebt es noch einige wenige andere, welche in Wasser lösliche Pigmente ausscheiden, die jedoch meines Wissens noch nicht untersucht sind. Das Bacterium erythrogenes (Bacillus lactis erythrogenes) entwickelt außer einem in Wasser unlöslichen gelben Farbstoff noch ein rotes, den Nährboden färbendes Pigment, welches allmälich, von der Kolonie ausgehend, gleichmäßig das ganze Substrat durchzieht. Die Färbung ist jedoch nie besonders intensiv und kann auch ganz fehlen. Das Gleiche gilt von dem „rosafluorescierenden Kugelbakterium" TATAROFF's, welches wohl überhaupt mit B. erythrogenes identisch ist.

Ein brauner bis schwarzer Farbstoff wird von mehreren Bakterienarten abgesondert, so bei der von WEIBEL entdeckten Microspira nigricans und bei einem von SCHEIBENZUBER (22) beschriebenen, die Gelatine braun färbenden Bakterium. Auch KERN (14) beschreibt einen Bacillus nigricans, welcher einen wasserlöslichen, schwarzbraunen Farbstoff produziert. ZIMMERMANN's Bacillus rubefaciens verleiht der Gelatine eine hell weinrote Farbe.

II. Gruppe. Bildung von in Wasser unlöslichen, in Alkohol löslichen Farbstoffen. Hierher gehört die bei weitem größte Menge der Bakterienfarbstoffe. Es ist übrigens nicht immer leicht zu unterscheiden, ob ein Farbstoff in Wasser löslich ist oder ob er nur in sehr fein verteiltem Zustande suspendiert ist, nur sorgfältige Filtration kann vor Täuschungen bewahren. In dieser Gruppe lassen sich wieder einige vielleicht sehr wenig miteinander verwandte Untergruppen unterscheiden, von denen die interessanteste und augenfälligste die der Lipochrome ist. Der Nachweis von Lipochromen ist bei Pigmentbakterien verhältnismäßig leicht zu führen durch die von ZOPF (30) angegebene Lypocyaninreaktion. Durch Einwirkung von konzentrierter Schwefelsäure auf die farbige Bakterienmasse wird der in fester Form ausgeschiedene rote oder gelbe Farbstoff in blaue Krystalle oder Körnchen umgewandelt. Außerdem sind die Spektra der Lipochrome ziemlich charakteristisch, indessen gegenüber anderen ähnlichen Bakterienfarbstoffen nicht hinreichend scharf ausgeprägt, um sie sicher erkennen zu können. Zu den Lipochromen dürften auch das Bakteriopurpurin und der grüne Farbstoff gewisser Bakterien (Chlorophyll ?) zu rechnen sein, indessen verhalten sich beide sehr

verschieden von den Lipochromen anderer Bakterienarten. Bei den grünen Bakterien ist die Färbung des Zellinhaltes deutlich zu erkennen, trotzdem die Intensität der Farbe an sich eine viel geringere ist, als bei den intensiv rot gefärbten Kolonien, z. B. des Bacterium rubrum und anderer; der grüne Farbstoff wird aber nicht ausgeschieden. Das Gleiche ist bei den roten Schwefelbakterien der Fall. Die Bildung von Lipochromen scheint übrigens bei den Bakterien sehr verbreitet zu sein.

Eine offenbar andere Gruppe bilden die Farbstoffe des Bacillus prodigiosus, ruber, kiliensis u. s. w. Zwar verhalten sie sich Lösungen gegenüber genau wie die Lipochrome, weichen aber in ihrem sonstigen Verhalten wesentlich von ihnen ab. Der Farbstoff wird auch nicht durch konzentrierte Schwefelsäure in Blau oder Blaugrün übergeführt, die Lypocyaninreaktion fällt also negativ aus.

Wieder anders verhält sich der Farbstoff des B. (Pseudomonas) violaceus; derselbe ist zwar in Alkohol, dagegen nicht in Chloroform und Schwefelkohlenstoff löslich. Wahrscheinlich doch verschieden ist der Farbstoff der Pseudomonas ianthina, obwohl SCHNEIDER (23) eine völlige Uebereinstimmung beider fand. Mir ist erst in letzter Zeit ein Organismus wiederholt in die Hände gelangt, welcher wahrscheinlich als B. ianthinus Zopf zu deuten ist und dessen Farbstoff seinem Verhalten auf Reisboden nach ein anderer ist, als der des B. violaceus. SCHNEIDER, der die Untersuchung der Bakterienfarbstoffe unter meiner Leitung im bakteriologischen Institut zu Karlsruhe ausgführt und die Kulturen von mir erhalten hatte, ist durch zwei allerdings verschiedene Bakterienarten, die ich als Bacillus violaceus und B. ianthinus erhalten hatte, zu diesem Resultat gelangt; ich glaube jetzt aber nicht, daß der echte B. ianthinus Zopf unter den, leider nicht weiter fortgezüchteten Kulturen gewesen ist. Inzwischen sind ja verschiedene violette Bakterienarten aufgefunden worden.

Die verschiedenen, in ihrem Ton oft sehr ähnlichen Farbstoffe dieser Gruppe zeigen, wie SCHNEIDER (23) nachgewiesen hat, oft ein recht verschiedenes Verhalten gegen Reagentien, und dieses Verhalten ist so konstant und charakteristisch, daß es sehr wesentlich zur Unterscheidung ähnlicher Arten beitragen kann. Doch ist es nicht nötig, an dieser Stelle näher darauf einzugehen, da das Wichtige auch hinsichtlich der Litteratur bei den einzelnen in Betracht kommenden Arten angegeben ist.

III. Gruppe. Bildung von in Wasser und Alkohol unlöslichen Farbstoffen. Die Zahl der hierher gehörigen Arten scheint eine sehr geringe zu sein, mit Sicherheit sind bis jetzt nur zwei Arten bekannt, der Mikrococcus cereus flavus und die Pseudomonas berolinensis. Bei beiden Arten wurden die gewöhnlichen Lösungsmittel, Wasser, Alkohol, Aether, Schwefelkohlenstoff und Chloroform, vergeblich angewendet. Der gelbe Farbstoff der ersteren Art kann durch kochende 10-proz. Kalilauge ausgezogen werden, der der letzteren durch Salzsäure, doch ist die Lösung nicht haltbar. Ueber die Natur dieser Farbstoffe ist nichts Näheres bekannt, sie sind aber nach ihrem Verhalten jedenfalls wesentlich von denen der vorigen Gruppe verschieden. —

Viele Bakterienarten bilden unter allen Umständen, solange ihr Wachstum nicht gehindert ist, reichlich Farbstoff, während bei anderen wieder die Farbstoffbildung unter gewissen Verhältnissen unterbleibt.

Man ist vielfach in der Lage, künstlich die Farbstoffproduktion zu unterdrücken, leider aber nicht immer imstande, die Farbstoffbildung hervorzurufen, da uns bei vielen Arten die Bedingungen, unter welchen Farbstoff produziert wird, nicht genügend bekannt sind.

Ein Verlust der Farbstoffbildung tritt sehr häufig ein bei Bakterien, welche in die Gruppe von Bacillus prodigiosus, Kiliensis, Pseudomonas violacea u. s. w. gehören, seltener ist er bei den fluorescierenden Bakterienarten, noch seltener bei denen, welche Lipochrome bilden. Die fluorescierenden Arten behalten in künstlichen Kulturen ihre Fähigkeit, Farbstoffe zu bilden, unter normalen Verhältnissen sehr lange; ich besitze im bakteriologischen Institut in Karlsruhe verschiedene Arten, welche, länger als 9 Jahre auf Agar fortgezüchtet, ihre Farbstoffproduktion voll bewahrt haben. Noch seltener kommt es bei den lipochrombildenden Arten auch nur zu einem vorübergehenden Verlust der Farbstoffproduktion oder einer Schwächung derselben.

Im allgemeinen ist zur Farbstoffproduktion in erster Linie reichliche Sauerstoffzufuhr notwendig. Es giebt wohl nur sehr wenige Arten, welche bei Sauerstoffmangel Farbstoff bilden, und natürlich sind diese Arten überhaupt nur unter den fakultativ oder obligat anaërob wachsenden zu suchen. Als bekanntestes Beispiel für solche Arten ist Spirillum rubrum v. Esmarch anzuführen, welches zwar bei Sauerstoffzutritt recht gut wächst, aber farblos bleibt und erst da, wo der Sauerstoffzutritt ein beschränkter ist, Farbstoff entwickelt. Hier handelt er sich offenbar um die Produktion eines sehr leicht oxydierbaren Farbstoffes, welcher zwar auch bei Luftzutritt gebildet wird, aber bei der Berührung mit Sauerstoff sofort zerfällt. Genauer untersucht ist der Farbstoff bisher nicht.

Eine andere eigentümliche hierher gehörige Art ist ein von Pasquale beschriebener Diplococcus pyogenes, welcher bei Luftzutritt farblos wächst, bei Luftabschluß jedoch mit schön orangeroter Farbe. Ich habe eine Kultur dieses Organismus von Prof. Kruse-Neapel erhalten und konnte mich an dieser von dem merkwürdigen Verhalten hinsichtlich der Farbstoffproduktion selbst überzeugen. Leider wuchsen mir selbst alle Abimpfungen auch im Stichkanal vollkommen weiß, so daß also jedenfalls noch andere Momente, vielleicht die Reaktion des Nährbodens dabei eine Rolle spielten. Eine dritte, obligat anaërobe farbstoffbildende Art ist der Bacillus rubellus Ogata, dessen Farbstoff schwach weinrot ist.

Im Gegensatz zu diesen drei Arten kommt es bei allen anderen bisher bekannten Pigmentbakterien nur dann zu einer ausgiebigen Farbstoffproduktion, wenn hinreichend Sauerstoff vorhanden ist. Dies läßt sich ohne weiteres in den Stichkulturen feststellen, bei denen sich nur an der Oberfläche eine Färbung der Kolonie einstellt, während im Stichkanal auch bei reichlichem Wachstum der Bakterien kein Farbstoff produziert wird. Auch die fluorescierenden Bakterien entwickeln sicher nur an der Oberfläche Farbstoff, der jedoch bei seiner leichten Löslichkeit allmählich die tieferen Schichten der Nährböden durchdringt.

Sehr vielfach ist auch die Temperatur von Einfluß auf die Farbstoffproduktion. Manche Arten zeigen sich hierin sogar äußerst empfindlich; der Bacillus prodigiosus wächst beispielsweise bei Blutwärme sehr üppig, produziert aber bekanntlich bei dieser Temperatur keinen

Farbstoff. Man kann, wie SCHOTTELIUS (24) gezeigt hat, durch fortgesetzte Züchtung des Bacillus prodigiosus bei 37 ° C farblose Rassen erzielen, die später auch bei gewöhnlicher Temperatur ihre Fähigkeit, Farbstoff zu produzieren, nicht mehr zurückgewinnen. Uebrigens sind solche farblose Rassen von sehr ungleicher Beständigkeit, und die Zeit, während welcher sie bei so hoher Temperatur gezüchtet wurden, spielt dabei eine wesentliche Rolle.

Aehnlich wie Bacillus prodigiosus verhalten sich auch Bacillus Kiliensis, Bacillus ruber, Bacillus indicus, sowie einige der violetten und blauen Bakterien, soweit sie überhaupt bei so hoher Temperatur gedeihen. Bei anderen tritt wenigstens eine entschiedene Schwächung der Farbstoffproduktion ein, z. B. bei Micrococcus pyogenes aureus, welcher zwar meist im Brütschrank noch eine Färbung der Kulturen zeigt, aber doch viel schwächer, als wenn er bei Zimmertemperatur gehalten wird. Manche andere Arten, besonders die lipochrombildenden, scheinen durch hohe Temperatur nicht in ihrer Farbstoffproduktion gehindert zu werden.

Das Licht spielt, soweit es nicht überhaupt schädigend auf die Bakterien einwirkt, keine wesentliche Rolle bei der Farbstoffbildung, vielleicht ausgenommen die grünen Arten und die roten Schwefelbakterien, sowie den Micrococcus ochroleucus PROVE (20), welcher nur im Licht Farbstoff bildet. Sonst aber entwickelt sich der Farbstoff im Dunkeln wie im Licht; im ersteren hält er sich vielleicht länger, während er sich im letzteren rascher zersetzt und deshalb den Kolonien mitunter eine weniger intensive Färbung verleiht; denn es ist ja bekannt, daß alle Bakterienfarbstoffe außerordentlich vergänglich sind und namentlich dem Licht nur kurze Zeit widerstehen.

Einen außerordentlich großen Einfluß auf die Farbstoffproduktion übt, wie das ja natürlich ist, die Beschaffenheit des Nährbodens. Für die fluorescierenden Arten wurde schon von GESSARD (10) festgestellt, daß Phosphorsäure ein absolut unentbehrlicher Stoff für die Bildung der Farbstoffe sei. THUMM (26) konnte dann bezüglich einiger anderer Stoffe noch interessante Angaben machen. Ueberflüssig ist beispielsweise das gewöhnlich bei Nährlösungen verwendete Chlorcalcium; sowohl in der Entwickelung wie in der Farbstoffbildung besitzt sein Vorhandensein oder Fehlen keinen merklichen Einfluß, sobald Magnesiumsulfat vorhanden ist. Fehlt dieses dagegen, so kann es bei Vorhandensein von Chlorcalcium zu reichlicher Bakterienentwickelung kommen, die Farbstoffbildung bleibt dagegen aus. Ebenso notwendig ist Kaliumphosphat, und zwar nicht nur die Phosphorsäure, sondern auch das Kalium. Auch die organischen Salze, die von THUMM zur Kultur verwendet wurden, zeigten einen sehr ungleichen Wert für die Farbstoffbildung, was namentlich bei dem Organismus der blauen Milch zu Tage trat. In citronensaurem Ammoniak bildet derselbe beispielsweise nur den blauschwarzen Farbstoff, in alkalischer Asparaginlösung nur den fluorescierenden, in weinsaurem und milchsaurem Ammoniak beide Farbstoffe. In Nährsalzlösungen wirkt das Fehlen von Chlorcalcium insofern eigentümlich, als der stahlblaue Farbstoff weit reichlicher gebildet wird. Aehnliche, oft sehr eigentümliche Verschiedenheiten wurden bei den anderen fluorescierenden Bakterienarten festgestellt.

Für Bacillus violaceus giebt BEYERINCK (3, p. 727) eigentümlicherweise an, daß man ihm, um Farbstoffbildung zu erzielen, sehr

wenig Phosphate und keine anderen Körper als Proteïnstoffe zur Ernährung bieten solle. Nach meinen Erfahrungen entwickeln sämtliche violette Bakterienarten am reichlichsten und intensivsten Farbstoff, wenn ihnen besonders kohlehydratreiche Nährböden, insbesondere stärkereiche, zur Verfügung stehen. Ja, man kann bei sonst ganz farblos wachsenden Formen dieser Arten sofort eine intensive Farbstoffproduktion herbeiführen, wenn man sie auf gekochte Kartoffeln oder auf den erwähnten Reisnährboden überimpft. Ebenso wie diese Arten entwickeln auch Bacillus prodigiosus, Kiliensis, ruber u. s. w. am schönsten auf Kartoffeln resp. Reisnährboden Farbstoff.

Woran es liegt, daß bei diesen Bakterienarten die Farbstoffproduktion auf den künstlichen Nährböden oft sehr bald nachläßt und sogar verschwindet, ist nicht bekannt. Man kennt wohl einige der Ursachen, aber bei weitem nicht alle. Sicher ist es, daß zu stark alkalische Reaktion der Farbstoffbildung ungünstig, neutrale oder schwach saure in vielen Fällen günstig ist. Ebenso scheint auch eine übermäßige Konzentration der Nährstoffe schädlich zu wirken, und manche Arten mögen bei fortgesetzter Kultur durch die übermäßige Anhäufung ihrer eigenen Stoffwechselprodukte in ihrer Farbstoffbildung geschwächt werden. Dazu kommen noch Momente anderer Art, die nach und nach bei empfindlichen Bakterien einen Verlust der Farbstoffbildung herbeiführen, z. B. auch die oft erst nach mehreren Wochen erfolgende Uebertragung auf neue Nährböden und besonders auch die meist zu hohe Temperatur, bei welcher die Bakterien gezüchtet werden. Denn je niedriger die Temperatur ist, um so reichlicher und intensiver wird, soweit eine Entwickelung noch stattfindet, die Farbstoffbildung.

Die Einwirkung dauernd ungünstiger Einflüsse kann, wie bereits erwähnt, den Verlust der Farbstoffbildung überhaupt zur Folge haben. Ungünstige Einwirkungen können aber schon durch die gewöhnlichen Kulturmethoden bei gewissen empfindlichen Arten von vornherein die Farbstoffbildung unterdrücken, und es ist mir wiederholt vorgekommen, daß bei Wasseruntersuchungen auf der Gelatineplatte farblos wachsende Kolonien, auf Kartoffeln übertragen, plötzlich violett wuchsen und sich als Pseudomonas ianthina herausstellten. Die einzelnen Arten sind also in dieser Beziehung sehr ungleich empfindlich, und man kann von manchen sehr leicht, von anderen sehr schwer oder gar nicht farblose Varietäten erzielen. Für Pseudomonas pyocyanea ist dies GESSARD durch hohe Temperaturen und durch regelmäßige Verwendung gewisser Nährböden verhältnismäßig leicht gelungen. Bei anderen Arten stellen sich eigentümliche farblose oder in der Farbstoffbildung abweichende Formen bei längerer Kultur oft von selbst ein, ohne daß man angeben könnte weshalb, so namentlich leicht bei der Pseudomonas syncyanea.

Je leichter sich eine farblose Form erzielen läßt, um so leichter ist sie im allgemeinen wieder in die farbstoffbildende umzuzüchten, und ebenso ist die letztere wieder um so rascher zu erhalten, je kürzere Zeit die Art in der farblosen Form gezüchtet wurde. Hat man aber z. B. einen Bacillus prodigiosus jahrelang farblos gezüchtet, so ist es sehr schwierig, ihn wieder zur Farbstoffproduktion zu veranlassen, und es gelingt erst oft nach einer großen Anzahl von Generationen.

Als bestes Mittel zur Regeneration der Farbstoffbildung bei diesen

Bakterienarten kann ich die Kultur auf Kartoffeln oder noch besser auf dem Reisnährboden bei niedriger Temperatur empfehlen. Auf dem Reisnährboden wird der betreffende Organismus am besten durch eine Aufschwemmung in sterilem Wasser verteilt. Zeigt sich keine Farbstoffbildung, so wird von der auf dem Reisboden gewachsenen Kultur eine zweite Platte mit demselben Substrat angelegt und so weiter, bis Farbstoffbildung eintritt, was allerdings oft erst nach vielen Generationen der Fall zu sein braucht. Der Farbstoff tritt dann aber fast niemals gleichmäßig auf, sondern zerstreut an einzelnen Punkten, und von diesen Punkten wird dann abgeimpft und in derselben Weise fortgezüchtet, bis die Reisböden gleichmäßig gefärbt erscheinen. Impft man dann aber auf Agar oder Gelatine, so würde man in den meisten Fällen sofort wieder farblose Kolonien erhalten, man muß vielmehr, um die Eigenschaft der Farbstoffproduktion erst wieder zu befestigen, eine Reihe von Generationen auf Reisboden oder Kartoffeln, vielleicht am besten abwechselnd auf beiden züchten, ehe die Bakterien auch wieder auf den gewöhnlichen Nährsubstraten regelmäßig Farbstoff bilden.

Ob es überhaupt möglich ist, künstlich Formen von Pigmentbakterien zu erzielen, die die Fähigkeit der Farbstoffproduktion für immer eingebüßt haben, muß vorläufig dahingestellt bleiben, weil sich unsere Beobachtungen zunächst noch über einen zu kleinen Zeitraum erstrecken, und besonders weil uns die Bedingungen, unter denen eine Regeneration der Farbstoffbildung wieder eintritt, nur sehr unvollständig bekannt sind.

Litteratur.

1) **Babes** *in Compt. rend. de la société de biologié* 1889.
2) **Behr**, *Ueber eine nicht mehr farbstoffbildende Rasse des Bacillus der blauen Milch, Centralbl. f. Bakt. Bd. VIII* 1890 *p.* 485.
3) **Beyerinck**, *Die Lebensgeschichte einer Pigmentbakterie, Botanische Zeitung* 1891.
4) **Bordoni-Uffreduzzi**, *Ein Fall von fuchsinähnlicher Bakterienfärbung des Fleisches, Hygien. Rundschau* 1894 *Heft* 1.
5) **Claessen**, *Ueber einen indigoblauen Farbstoff erzeugenden Bacillus aus Wasser, Centralbl f. Bakt. Bd. VII* 1890 *p.* 13.
6) **Freudenreich**, *Sur une variété particulièrement chromogène du bacillus pyocyaneus, Annales de micrographie Bd. V* 1893 *No.* 4.
7) **Fordes** *in Compt. rend. des l' Acad. de sciences Bd. LI* 1859.
8) **Gessard, M. C.**, *De la pyocyanine et de son microbe, Thèse de Paris* 1882.
9) — — *Nouvelles recherches sur le microbe pyocyanique, Ann. de l'Inst Pasteur Bd. IV* 1890.
10) — — *Sur les pigments divers produits par le microbe pyocyanique, La Semaine médicale* 1890 *No.* 9.
11) — — *Des races de bacille pyocyanique, Ann. de l' Inst Pasteur Bd. V* 1891 *p.* 65.
12) — — *Gessard sur la fonction fluorescigène des microbes, Annales de l' Inst. Pasteur Bd. VI* 1892 *p.* 801.
13) **Hoffa**, *Weitere Beiträge zur Kenntnis der Fäulnisbakterien, Münch. med. Wochenschr.* 1891 *No.* 14.
14) **Kern, H.**, *Beitrag zur Kenntnis der im Darm und Magen der Vögel vorkommenden Bakterien. Arbeiten aus dem bakteriologischen Institut d. techn. Hochschule zu Karlsruhe, Bd. I* 1897 *Heft* 4.
15) **Kunz** *in Sitzungsberichten der Wiener Akademie Bd. XCVII.*
16) **Ledderhose**, *Ueber den blauen Eiter, Deutsche Zeitschr. f. Chirurgie Bd. XVIII* 1883.

17) **Lepierre**, *Étude d'un bacille fluorescent pathogène; Recherches sur la fonction fluorescigène des microbes, Ann de l'Inst. Pasteur* 1895 *No.* 8.
18) **Mühsam** *und* **Schimmelbusch**, *Ueber die Farbenproduktion des Bacillus pyocyaneus bei der Symbiose mit anderen Organismen, Archiv f. klinische Chirurgie Bd. XLVI* 1893 *No.* 4.
19) **Overbeck**, *Zur Kenntnis der Fettfarbstoffproduktion bei den Spaltpilzen, Nova Acta d. Kais. Leop.-Carol. Akad. d. Naturf. Bd. LV* 1891 *No.* 7.
20) **Prove**, *Micrococcus ochroleucus, eine neue chromogene Spaltpilzform, Beiträge zur Biologie Bd. IV* 1887 *Heft* 3 *p.* 409.
21) **Rohrer**, *Ueber die Pigmentbildung des Bacillus pyocyaneus, Centralbl. f. Bakt. Bd. XI* 1892 *p.* 327.
22) **Scheibenzuber**, **Dagobert**, *Ein Bacillus mit brauner Verfärbung der Gelatine, Wiener med Zeitung Bd. XXXIV* 1889.
23) **Schneider**, *Die Bedeutung der Bakterienfarbstoffe für die Unterscheidung der Arten, Arbeiten aus dem bakt. Inst. d. Techn. Hochschule zu Karlsruhe Bd. I* 1894 *Heft* 1.
24) **Schottelius**, *Biologische Untersuchungen über den Micrococcus prodigiosus, S. A. aus d. Festschr. für A. v. Kölliker, Leipzig* 1887.
25) **v. Schrötter**, *Vorläufige Mitteilung über das Pigment von Sarcina aurantiaca und Staph. pyogenes aureus, Centralbl. f. Bakt. Bd XVIII* 1895 *p.* 781.
26) **Thumm**, *Beiträge zur Kenntnis der fluorescierenden Bakterien, Arbeiten aus dem bakter. Inst. d. Techn. Hochschule zu Karlsruhe Bd. I* 1895 *Heft* 2 *p.* 291.
27) **Voges**, *Ueber einige im Wasser vorkommende Pigmentbakterien, Centralbl. f. Bakt. Bd. XIV* 1893 *p.* 301.
28) **Wasserzug**, **E.**, *Sur la formation de la matière colorante chez le bacillus pyocyaneus, Ann. de l'Inst. Pasteur Bd I* 1887 *p.* 581.
29) **Zopf**, **W.**, *Ueber Pilzfarbstoffe, IV. Vorkommen eines Lipochroms bei Spaltpilzen, Botan. Zeitung* 1889.
30) — — *Das mikrochemische Verhalten von Fettfarbstoffen und fettfarbstoffhaltigen Organen, Zeitschr. f. wissensch. Mikroskopie Bd. VI* 1889 *p.* 172.
31) — — *Ueber Ausscheidung von Fettfarbstoffen (Lipochromen seitens gewisser Spaltpilze), Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. Bd. IX* 1891 *p.* 22.
32) — — *Ueber die Ursache der Rotfärbung eines neuen Wasserspaltpilzes aus der Familie der Cladothricheen (Sphaerotilus roseus), Beiträge zur Morphol. u. Physiolog. niederer Organismen* 1892 *Heft* 2.
33) — — *Zur Kenntnis der Färbungsursachen niederer Organismen, III. Ueber Produktion von carotinartigen Farbstoffen bei niederen Tieren und Pflanzen, Zopf, Beiträge zur Physiol. u. Morphol. niederer Organismen* 1893 *Heft* 3.

4. Kapitel. Gärungserscheinungen und Stoffwechelprodukte.

Bei ihrer Lebensthätigkeit sind die meisten Bakterien auf die Zersetzung der verschiedensten organischen Stoffe angewiesen. Die einen sind sehr genügsam und kommen mit so geringen Mengen dieser Stoffe aus, daß diese sich chemisch gar nicht nachweisen lassen; andere sind anspruchsvoller und verlangen einen namentlich an stickstoffhaltigen organischen Substanzen reichen Nährboden. Auch darin sind die einzelnen Arten außerordentlich verschieden, daß die einen mit nahezu allen überhaupt zur Ernährung geeigneten Substanzen annähernd gleich gut zu gedeihen vermögen, während andere mehr oder weniger auf das Vorhandensein gewisser chemischer Verbindungen angewiesen sind. Insbesondere zeichnen sich aber einzelne Arten dadurch aus, daß sie imstande sind, chemische Verbindungen zu zerlegen, die von den meisten anderen intakt gelassen werden.

Weit mannigfaltiger sind aber die Zersetzungserscheinungen, welche durch die verschiedenen Arten teils an verschiedenen, teils an

den gleichen chemischen Verbindungen hervorgerufen werden, sowie die aus diesen Zersetzungen resultierenden Endprodukte.

In der freien Natur kommt es allerdings kaum zu einem Stillstand in der Zersetzung organischer Körper, bis diese wieder in ihre einfachsten Komponenten, in Wasser, Kohlensäure und Stickstoff zerlegt sind. Die einzelnen Bakterienarten verhalten sich zwar hier nicht anders, als in den künstlichen Kulturen, aber wenn der Zersetzungsprozeß durch die eine Art bis zu einem gewissen Punkte geführt ist, so nimmt ihn eine andere an diesem Punkte auf und führt ihn weiter, bis sie durch wieder andere abgelöst wird. Bei dem innigen Zusammenleben verschiedener, mit ungleichen und für den Zersetzungsprozeß der organischen Substanz sich gegenseitig ergänzenden Eigenschaften begabter Bakterien spielen sich eben zahlreiche verschiedene Zersetzungsprozesse nebeneinander ab, die wir in den künstlichen Reinkulturen gesondert beobachten können.

Hier nehmen wir wahr, daß ein und dieselbe chemische Verbindung von verschiedenen Bakterienarten in verschiedener Weise zerlegt wird, daß der Buttersäurebacillus aus dem Milchzucker Buttersäure, der Milchsäurebacillus Milchsäure bildet. Durch ihre chemischen Eigenschaften mit Bezug auf einen bestimmten Körper lassen sich ganze Gruppen von Bakterien zusammenfassen, die unter sich wieder andere Eigenschaften verschiedenen chemischen Verbindungen gegenüber zeigen. Diese Eigenschaften der Bakterienarten, in organischen Stoffen ungleiche Zersetzungsvorgänge herbeizuführen, sind für die Bestimmung und Unterscheidung der Arten von der größten Wichtigkeit, besonders da sich vielfach natürliche physiologische Gruppen bilden, die sich durch die Art der Zersetzung oder der Stoffwechselprodukte leicht erkennen lassen, und innerhalb deren es dann weit leichter ist, einen bestimmten Organismus wiederzuerkennen. Leider sind unsere Kenntnisse auch in dieser Beziehung noch so lückenhaft, daß sich diese Verhältnisse nicht ganz allgemein verwerten lassen. Es soll deshalb hier auch nur auf die wesentlichsten Punkte hingewiesen werden, die bei der Beurteilung der chemischen Fähigkeiten der Bakterien eine Rolle spielen und für die Charakterisierung der Arten verwendbar sind.

Zunächst spielt bei den Bakterien die Säure- oder Alkalibildung eine hervorragende Rolle. Die Thatsache, daß sich bei Gärungsvorgängen der verschiedensten Art die Reaktion des gärenden Substrates oft sehr rasch und intensiv ändert, ist längst bekannt, und es braucht nur darauf hingewiesen werden, daß die ursprünglich neutrale Milch im Sommer oft schon nach wenig Stunden sauer, der ursprünglich saure Harn dagegen alkalisch wird. Es ist nicht ausschließlich auf die Zusammensetzung des Nährbodens zurückzuführen, sondern wesentlich von der Art der bei der Zersetzung thätigen Bakterien abhängig, ob eine saure oder alkalische Reaktion des Substrates eintritt. So bilden in neutraler Molke nach Petruschky (86) Bacillus typhi abdominalis, Bac. acidi lactici, Bac. neapolitanus, Bac. der Frettchenseuche Säure, Bacillus fluorescens liquefaciens, Bac. syncyaneus, Bac. des Schweinerotlaufs dagegen Alkali. Die Säurebildung ist wohl in der Regel nur da zu erwarten, wo Kohlehydrate vorhanden sind, die von den betreffenden Bakterien vergoren werden können. Es zeigt sich sogar nach Smith (94) insofern ein Unterschied, als manche Bakterienarten nur Traubenzucker, nicht aber Milchzucker

vergären können, so daß sie, wie der Bacillus der Hogcholera, wohl in Bouillon mit Traubenzucker, nicht aber in Milch Säure bilden.

Da nun wohl in den meisten Fällen bei der Zersetzung stickstoffhaltiger organischer Körper durch Bakterien eine Alkalibildung durch Entwickelung von Ammoniak stattfindet, so laufen auch in dem Falle, wo Säurebildung in den Kulturen stattfindet, zwei Prozesse nebeneinander her; gewöhnlich überwiegt aber die Säurebildung so sehr, daß von einer Alkalibildung nichts wahrgenommen wird. Ueberhaupt ist der Prozeß der Säurebildung ein wesentlich rascherer, deshalb aber auch bei geringen Mengen von Zucker ein viel früher beendeter als der der Alkalibildung, und es tritt gar nicht selten der Fall ein, daß eine ursprünglich schwach alkalische Bouillon mit wenig Traubenzucker anfangs sauer und später wieder alkalisch wird. Anfangs überwiegt eben die Säurebildung, sie hört aber bald auf, und das zwar langsamer, aber anhaltender gebildete Ammoniak bewirkt schließlich eine alkalische Reaktion.

Unter gewissen Umständen werden jedoch auch Säuren aus anderen Körpern als den Kohlehydraten gebildet. Nach Iwanow (45) bildet der Milzbrandbacillus in Milch nicht unbeträchtliche Mengen flüchtiger Fettsäuren, welche, wie es scheint, aus dem Kasein entstehen; auch in reiner, von Kohlehydraten freier Peptonbouillon konnte er, wenn auch in wesentlich geringerer Menge, eine Bildung derselben Säuren durch den Milzbrandbacillus nachweisen. In den jüngeren Kulturen fand sich zunächst Ameisensäure, in den älteren trat vorwiegend Essigsäure auf.

Der Nachweis der Säurebildung geschieht in der üblichen Weise durch die gewöhnlichen Indikatoren. Außerdem hat Beyerinck (6) ein interessantes und für gewisse Fälle sehr praktisches Verfahren zum Nachweis der Säureabsonderung bei Mikroben gegeben. Ein erstarrungsfähiger zuckerhaltiger Nährboden, insbesondere Gelatine und Agar, wird mit sehr feiner geschlemmter Kreide versetzt und in Platten ausgegossen. Man übergießt die Platte mit einer Aufschwemmung der Bakterien und gießt den nicht aufgesogenen Ueberschuß ab. Die an der Oberfläche haftenden Bakterien entwickeln sich und bewirken, wenn sie Säure absondern, eine Lösung der Kreide und damit ein Durchsichtigwerden des Nährbodens. Man kann auf diese Weise aus einem Bakteriengemenge sehr rasch die Säurebildner herausfinden und von den Alkalibildnern trennen. Die Alkalibildung macht sich dadurch bemerkbar, daß die durchsichtigen Stellen des Nährbodens um die Kolonie der Säurebildner nicht rund bleiben, sondern an der Stelle, wo sie mit dem Diffusionsfeld eines Alkalibildners zusammenstoßen, eine gerade Linie als Begrenzung zeigen.

Für die Alkalibildung kann ausschließlich nur die Entwickelung von Ammoniak in Frage kommen, die Entstehung von alkalisch reagierenden Salzen dürfte zu selten vorkommen und niemals so bedeutend sein, um die Reaktion des Substrates wesentlich beeinflussen zu können.

Die Natur der gebildeten Säure ist weder bei allen Arten, noch unter allen Bedingungen die gleiche. Am häufigsten werden Milchsäure, Buttersäure, Essigsäure gebildet, daneben können noch andere Säuren, z. B. Bernsteinsäure, Ameisensäure, in geringen Mengen entstehen, doch sind gewöhnlich die Quantitäten dieser Säuren so gering, daß ihre Bestimmung bereits gewissen Schwierigkeiten unterliegt.

Die am häufigsten gebildete Säure ist wohl die Milchsäure. Sie entsteht nicht nur meist bei der Vergärung des Milchzuckers, sondern auch aller anderen Zuckerarten und wird nicht nur von den eigentlichen Milchsäurebakterien, sondern auch von sehr zahlreichen anderen Arten gebildet. Indessen ist die Menge der gebildeten Säure bei den einzelnen Arten sehr verschieden. Der Bacillus acidi lactici HUEPPE bildet wohl mit am intensivsten Milchsäure und stellt auch denjenigen Organismus dar, welcher am häufigsten das Sauerwerden der Milch bewirkt. Er spaltet den Milchzucker in Milchsäure und Kohlensäure ohne Bildung von Alkohol. Aehnlich verhält sich der GROTENFELDT'sche Streptococcus acidi lactici, wogegen Bacterium acidi lactici I GROTENFELDT auch noch Alkohol neben Milchsäure und Kohlensäure bildet. Zu den bekannteren Milchsäurebakterien gehören noch Micrococcus acidi lactici MARPMANN, Sphaercoccus acidi lactici MARPMANN, Bacterium limbatum acidi lactici MARPMANN, Micrococcus lactis I und II HUEPPE, Micrococcus acidi lactici KRUEGER, welcher die Gelatine verflüssigt. Außer diesen genannten Arten sind aber noch von WEIGMANN (105, 106), v. FREUDENREICH (30) ADAMETZ (1) und anderen Bakterien beschrieben worden, welche ebenfalls Milchsäure bilden, und das große Heer der Säurebildner unter den Bakterien, bei welchen eine Beziehung zur Milch nicht stattfindet, produziert unter geeigneten Umständen ebenfalls meist Milchsäure.

In den meisten Fällen ist die gebildete Milchsäure so groß, daß sie eine Gerinnung des Kaseins zur Folge hat, und die eigentlichen Milchsäurebakterien bringen das Gerinnen nur durch ihre Säure, nicht durch die Ausscheidung eines Fermentes hervor. Zuweilen tritt neben der Milchsäure auch noch Essigsäure oder Ameisensäure auf, doch ist es nach den oben angeführten Resultaten IWANOW's nicht unmöglich, daß diese Säuren ihren Ursprung dem Kasein oder andern Eiweißkörpern der Milch verdanken. Vielleicht hat man auch nicht immer bei diesen Untersuchungen in früherer Zeit mit reinen Kulturen gearbeitet, sondern spontan geronnene Milch als Ausgangspunkt benutzt.

Die einzelnen Arten, welche Säuerung der Milch veranlassen, zeigen ihr Wachstumsoptimum bei verschiedenen Temperaturen; sie sind sogar in gewissen Fällen so empfindlich, daß bei der einen Temperatur diese, bei der andern jene Art fast ausschließlich zur Entwickelung gelangt. So konnte LEICHMANN (65) nachweisen, daß die Bakterien, welche bei gewöhnlicher Temperatur die Milchsäuregärung veranlassen, vollständig verschieden sind von denen, welche denselben Prozeß bei Temperaturen von 50° C herbeiführen.

Eine Milchsäuregärung wird auch als unliebsamer Gast namentlich bei etwas stürmischem Verlauf bei der Spiritusbrennerei beobachtet. In der Kunsthefefabrikation ist sie dagegen eine durchaus notwendige Begleiterscheinung, wenn die Hefe gärungstüchtig bleiben soll. Die gebildete Milchsäure verhindert nämlich bis zu einem gewissen Grade die Entwickelung von Fäulnisbakterien. Auch hier wird darauf gehalten, daß die Milchsäurebildung bei einer Temperatur von 50—52° C vor sich geht, um die Entwickelung von Fäulnisorganismen, welche bei solchen Wärmegraden nicht gedeihen, zu unterdrücken. Nach LEICHMANN (64) sind aber die beiden bei solchen Temperaturen wachsenden Milchsäurebildner nicht identisch, der aus der Milch isolierte Bacillus lactis acidi LEICHMANN vergärt den

Milchzucker sehr energisch, der aus dem Hefegut isolierte Bacillus Delbrücki LEICHMANN dagegen nicht.

Auch in einer anderen Hinsicht zeigen die Milchsäurebildner noch wesentliche Verschiedenheiten. Die gewöhnliche, bei der Milchsäuregärung entstehende Milchsäure ist optisch inaktiv. Dagegen fanden NENCKI und SIEBER (77) einen anaëroben Micrococcus, welcher aus Zucker die optisch aktive, rechtsdrehende Fleischmilchsäure oder Paramilchsäure bildet und den sie Micrococcus acidi paralactici nannten. Mit dem Rauschbrandbacillus, der inaktive Milchsäure bildet, zusammen gezüchtet, entsteht ein Gemenge von inaktiver und Paramilchsäure. Die Bildung von Paramilchsäure wurde dann später bei einer größeren Zahl von Bakterienarten beobachtet, so von NENCKI (75) bei B. coli commune und einigen anderen im menschlichen Dünndarm vorkommenden, übrigens morphologisch nicht hinreichend charakterisierten Bakterien, während optisch inaktive Milchsäure ebenfalls von ihm bei verschiedenen Bakterien (z. B. B. Bischleri) nachgewiesen wurde. SCHARDINGER (91) fand im Wasser schließlich einen Bacillus, welcher aus Rohrzucker Linksmilchsäure bildet, und von GOSIO (34) und anderen wurde eine Anzahl Vibrionen auf ihre Milchsäurebildung hin untersucht, und bei V. Dunbar, danubicus, Wernicke I, II, III und dem Organismus der asiatische Cholera die Bildung von Linksmilchsäure festgestellt, während andere inaktive und wieder andere Rechtsmilchsäure bilden.

Schon von NENCKI wurde bei seinen Untersuchungen ermittelt, daß ein und dieselbe Art unter allen Umständen dieselbe Milchsäure bildet. Wenn dies vielleicht auch dahin einzuschränken ist, daß dieselbe Art nur unter denselben Ernährungsverhältnissen die gleiche Milchsäure bildet, so ist damit doch ein sehr wichtiges Mittel zur Unterscheidung der Arten gegeben. Schon NENCKI macht darauf aufmerksam, daß das Bacterium Bischleri nur dadurch vom Bacterium coli commune zu unterscheiden ist, daß das erstere optisch inaktive, das letztere Paramilchsäure bildet. Aehnliche Verhältnisse finden sich nun namentlich bei den Vibrionen nicht selten, und eine genaue Untersuchung derselben dürfte vielfach weit sicherere Unterscheidungsmerkmale liefern, als wir sie bisher besitzen.

Nächst der Milchsäure kommt die Buttersäure am häufigsten unter den Stoffwechselprodukten der Bakterien vor. Sie ist namentlich häufig bei der Zersetzung des Zuckers durch anaërobe Bakterienarten, obgleich weder alle anaëroben Bakterien Buttersäure bilden, noch auch alle buttersäurebildenden Arten anaërob sind. Der erste Organismus, bei welchem die Buttersäuregärung sicher festgestellt wurde, ist der VAN TIEGHEM'sche Bacillus Amylobacter, eine Art, die wir gegenwärtig freilich wohl als Sammelspecies deuten müssen, und welche die meisten anaëroben buttersäurebildenden Bakterien mit Clostridiumartiger Sporenbildung umfaßt. Als anaërobe Buttersäurebildner sind ferner bekannt: Clostridium butyricum PRAZMOWSKI, Bacillus Amylobacter I und II GRUBER (37), Granulobacter saccharobutylicum, Gr. lactobutylicum BEYERINCK (7), Bacillus butylicus FITZ (20), Clostridium foetidum LIBORIUS (67), Bacillus butyricus BOTKIN (11), Bacillus butyricus PERDRIX (81), Bacillus I und II KEDROWSKI (48), Bacillus butyricus I, II, III, IV FLÜGGE (22), Clostridium butyricum VAN SENUS (93), Bacillus orthobutylicus GRIMBERT (36), Bacillus saccharobutylicus v. KLECKI (53). Zu den aëroben Buttersäurebildnern sind zu

rechnen: Bacillus butyricus HUEPPE (44), Clostridium Polymyxa PRAZMOWSKI (87), Bacillus Amylobacter III GRUBER (37). Alle diese einzelnen genannten Arten zeigen nun wieder mancherlei Eigentümlichkeiten hinsichtlich des ihnen eigenen Gärungsvermögens. Granulobacter saccharobutyricum bildet aus Glykose, schwieriger aus Maltose Buttersäure, Gr. lactobutyricum aus Calciumlaktat Calciumbutyrat. Der Bacillus butyricus PERDRIX vermag Stärke zu vergären und bildet aus Glykose Buttersäure und daneben etwas Essigsäure. Der Bacillus orthobutylicus GRIMBERT, welcher Glycerin, Mannit, Glykose, Invertzucker, Rohrzucker, Maltose, Milchzucker, Galaktose, Arabinose, Stärke, Dextrin, Inulin, aber nicht Trehalose, Erythrit, Glykol, milch- und weinsauren Kalk vergärt, bildet neben Buttersäure auch normalen und Isobutylalkohol, Essigsäure, unter Umständen auch Ameisensäure. Ebenso sind die gebildeten Buttersäuren wahrscheinlich verschiedener Natur, doch ist hierüber noch zu wenig ermittelt.

Neben diesen hauptsächlichen Buttersäurebildnern giebt es nun noch eine größere Anzahl Bakterienarten, welche Buttersäure in geringen Mengen als Nebenprodukte bilden, oder nur unter bestimmten Bedingungen. Andere Arten bilden zwar regelmäßig aus Traubenzucker Buttersäure, aber, wie es scheint erst, nachdem sie ursprünglich aus ihm Milchsäure gebildet haben und erst diese zu Buttersäure weiter vergären. Dies ist z. B. nach NENCKI (76) bei dem Bacillus des Rauschbrandes der Fall. Uebrigens ist auf diese Verhältnisse noch nicht genügend geachtet, und es sind meist nur einzelne Arten genauer untersucht. Besonders dürfte auch noch bei vielen aëroben Arten eine Bildung von Buttersäure nachgewiesen werden.

Weit seltener als Milch- und Buttersäure tritt die Essigsäure als hauptsächliches Stoffwechselprodukt bei Zersetzungen durch Bakterien auf, wenn sie auch häufig in geringen Mengen neben anderen Säuren gebildet wird. Die beiden ersten genauer bekannten Essigbakterien, Bacterium aceti und Pasteurianum, sind von HANSEN (40) näher untersucht worden, ihre Wirkungsweise unter verschiedenen Bedingungen und namentlich bei verschiedenen Temperaturen von LAFAR (60). BROWN beschreibt ein Bacterium xylinum, welches Essigsäure bildet und sich auch in anderer Hinsicht durch seine Membran (vergl. p. 63) auszeichnet. PETERS (82) fand im Sauerteig ein Bacterium (Bacterium C PETERS), welches imstande ist, eine starke Essigsäuregärung hervorzubringen, und welches wahrscheinlich mit dem von DUCLAUX beschriebenen identisch ist. ZEIDLER (110) fand im Bier einen Essigbildner, der von den bis dahin bekannten Arten verschieden war. Auch HANSEN (41, 42) konnte einen dem Bacterium Pasteurianum ähnlichen, mit Jod ebenfalls blau werdenden Essigsäurebildner Bacterium Kützingianum isolieren. WERMISCHEFF (102) fand ebenfalls verschiedene Formen von Essigsäurebakterien, ohne dieselben jedoch genügend zu charakterisieren, vielleicht gehören sie in den Kreis der HANSEN'schen Arten. Die Zahl der hauptsächlich essigsäurebildenden Arten ist also bis jetzt eine ziemlich geringe, und auch diese wenigen lassen sich zumeist nur recht schwer voneinander unterscheiden. Physiologisch besteht dagegen insofern ein Unterschied, als die Essigsäure von den einen aus Zucker, von den anderen aus Alkohol gebildet wird.

Auch die Bildung von Butylalkohol ist bei der durch Bak-

terien herbeigeführten Gärung sehr häufig. So bildet Granulobacter butylicum BEYERINCK (7) aus Maltose normalen Butylalkohol, Gr. Polymyxa vergärt Malzwürze zu Kohlensäure und etwas Butylalkohol, Bacillus orthobutylicus GRIMBERT (36) bildet normalen und Isobutylalkohol neben Buttersäure und Essigsäure.

Alkohole verschiedener Zusammensetzung werden zwar von sehr vielen Bakterien bei der Zersetzung organischer Stoffe gebildet, doch ist ihre Quantität gewöhnlich eine sehr geringe, und man kann von einer eigentlichen durch Bakterien hervorgerufenen Alkoholgärung gar nicht reden. Auch sind diese Produkte des Bakterienstoffwechsels noch sehr selten genauer untersucht.

Dagegen sind durch FRANKLAND (23), zumeist in Verbindung mit FOX (24), FREW (25, 26, 27) und MAC GREGOR (28), zwei Bakterienarten genauer in ihrer Wirkung auf verschiedene mehrwertige Alkohole und Kohlehydrate untersucht. Der Bacillus ethaceticus vergärt Mannit und Glycerin unter der Bildung der gleichen Stoffwechselprodukte: Aethylalkohol, Essigsäure, Spuren von Bernsteinsäure und Ameisensäure. Auch Dextrose wurde als Nahrungsmittel für diesen Organismus untersucht und dabei die gleichen Stoffwechselprodukte gefunden. Als gasförmige Produkte entstanden Kohlensäure und Wasserstoff. Später wurde noch festgestellt, daß B. ethaceticus auch Glykose, Rohrzucker, Milchzucker, Stärke und glycerinsauren Kalk zu zerlegen vermag. Dulcit wird nicht angegriffen, ebenso Aethylenglykol und Erythrit. Aehnlich wie die anderen Stoffe wird Arabinose vergoren. B. ethaceticus bildet bei der Vergärung von glycerinsaurem Kalk eine bis dahin unbekannte optisch aktive, rechtsdrehende Glycerinsäure.

Der Bacillus ethacetosuccinicus unterscheidet sich in seinem Gärvermögen von dem vorigen schon dadurch, daß er imstande ist, Dulcit zu zerlegen; er bildet dabei Wasserstoff, Aethylalkohol, Essigsäure, Bernsteinsäure, Kohlensäure, bei Ausschluß der Luft auch Ameisensäure.

Die Zersetzung des Glycerins scheint übrigens verschiedenen Bakterienarten möglich zu sein; von FITZ besonders wurde eine solche Art als Glycerinäthylbakterie genauer untersucht (21). Von FRANKLAND wurde die Möglichkeit ausgesprochen, daß sein B. ethaceticus mit jener Art identisch sein könne, was sich indessen bei der etwas unvollkommenen Beschreibung der Glycerinäthylbakterie nicht sicher ermitteln läßt. Uebrigens findet man bei der Zersetzung von verdünntem Glycerin oft recht verschiedene Bakterienarten, so daß man selbst ohne eingehendere Untersuchung zu der Annahme verleitet wird, daß die Zahl der glycerinzersetzenden Arten recht groß ist. Daß vielen pathogenen Bakterien, insbesondere auch dem Tuberkelbacillus Glycerin als Nährstoff dient, ist bekannt.

Die Zersetzung der Cellulose wurde nach VAN TIEGHEM (99) lange Zeit dem Bacillus Amylobacter zugeschrieben, indessen mit Unrecht, wie sich bei Gelegenheit verschiedener Untersuchungen herausgestellt hat (vergl. VAN SENUS (93). Daß eine Cellulosegärung existiert, ist selbstverständlich nie geleugnet worden, indessen konnte man sie bei einiger Ueberlegung nicht gut dem Bacillus Amylobacter zuschreiben, welcher nach VAN TIEGHEM bei der Röste der Gespinstpflanzen eine hervorragende Rolle spielt, sich also gerade dadurch auszeichnet, daß er die eigentliche Cellulosefaser intakt läßt. OMELIANSKI (80) ist es

nun gelungen, den eigentlichen Erreger der Cellulosegärung in einem anaëroben schlanken Stäbchen mit kugeliger endständiger Spore zu ermitteln. Derselbe vermag Filtrierpapier bald durchscheinend zu machen und zur Verschleimung, schließlich zum fast völligen Verschwinden zu bringen. Er erhielt ihn aus Newa-Schlamm durch Kultur in Lösungen von Kaliumphosphat, Magnesium- und Ammoniumsulfat, welchen Kreide und schwedisches Fließpapier zugesetzt wurde. Es ist wohl wahrscheinlich, daß dieser von OMELIANSKI gefundene Organismus nicht der einzige Erreger von Cellulosegärung ist, sondern daß noch mehr Arten anaërober Bakterien sich an diesem Prozeß beteiligen, die uns jedoch bei der Schwierigkeit der Isolierung solcher Arten zunächst noch unbekannt sind. Dagegen konnte FRIBES einen Bacillus isolieren, welcher nach WINOGRADSKY (109) keine Cellulose vergärt, wohl aber Pektinsubstanzen und somit durch Lösung der Mittellamelle eine aktive Rolle beim Röstprozeß der Gespinstpflanzen spielt.

Ein eigentümlicher Gärungsprozeß spielt sich bei dem Schleimigwerden verschiedener, besonders zuckerhaltiger Flüssigkeiten ab, doch sind sowohl die Erreger dieser schleimigen Gärung sehr verschiedener Art, als auch der Ursprung der entstandenen Schleime.

Mitunter ist es nur die enorme Schleim- oder Gallerthülle der Bakterien selbst, welche zu einer solchen schleimigen Umbildung von Flüssigkeiten Veranlassung geben, wie bei dem Micrococcus mesenterioides, dem Froschlaichpilz, ferner bei Bacterium pediculatum (54), beide als Schädlinge bei der Zuckerfabrikation bekannt. Ebenso bildet das Bacterium vermiforme nach WARD (103) im Ingwer-Bier weite Gallerthüllen. Unter den Erregern des Schleimigwerdens der Milch scheinen die von DUCLAUX (18) beschriebenen Actinobacter-Arten, ferner Bacillus lactis viscosus ADAMETZ (2) und nach VIGNAL (102) Bacillus mesentericus vulgatus hierherzugehören. Bei dem letzteren ist mir jedoch eine besonders starke Schleimhülle auch in Milch niemals aufgefallen.

In den meisten Fällen wird jedoch der Zucker der betreffenden Flüssigkeiten selbst in Schleim verwandelt. Man hat den so entstandenen Schleim als Viscose (BÉCHAMP) bezeichnet, wahrscheinlich sind aber die von verschiedenen eine schleimige Gärung veranlassenden Bakterienarten hervorgebrachten Schleime ihrer chemischen Natur nach ungleich. So ist im Rübensafte von KRAMER (55) ein unbewegliches, von GLASER (33) ein bewegliches Stäbchenbacterium als Erreger von Schleimbildung gefunden worden. Zahlreich sind die Bakterienarten, welche der Milch eine schleimige oder fadenziehende Beschaffenheit zu verleihen vermögen, besonders bekannt sind Bacterium Hessii, Bacillus Guillebeau c und Micrococcus Freudenreichii. Bei vielen der beobachteten Erreger einer Schleimbildung in der Milch ist aber sehr ungewiß, voraus der Schleim gebildet wird, nach WEIGMANN (vergl. 104) kann derselbe auch aus dem Kaseïn entstehen, z. B. bei der durch den Streptococcus hollandicus WEIGMANN erzeugten „langen Wei".

Der Wein nimmt mitunter durch die Thätigkeit gewisser Bakterien ebenfalls eine schleimige oder fadenziehende Beschaffenheit an, doch sind die Erreger dieser Krankheit nicht näher bekannt. Der einzige von KRAMER (57 II p. 144) eingehender untersuchte Organismus, Bacillus viscosus vini, wurde nicht in Reinkultur erhalten.

Auch Bier nnd Bierwürze sind dem Schleimigwerden unterworfen; von Bakterien, welche diese Krankheit veranlassen, sind besonders die beiden von LAER (59) beschriebenen Bacillus viscosus I und II, die sich in ihrem Verhalten der Bierwürze gegenüber unterscheiden, und der von VANDAM als Bacillus viscosus III beschriebene besser bekannt. Die beiden ersteren sind auch imstande, in zuckerfreien Nährlösungen Schleimbildung hervorzurufen. Außerdem sind noch andere Arten als Erreger von Schleimbildung im Biere angegeben worden, aber nicht hinreichend charakterisiert, um sie wiedererkennen zu können.

BRÄUTIGAM (12) beschrieb einen Micrococcus gelatinogenus, welcher das Schleimigwerden von Digitalisinfus bewirkte und RITSERT (88) konnte als Ursache derselben Erscheinung einen als Bacterium gummosum bezeichneten Organismus feststellen. Derselbe bildet nur bei Anwesenheit von Saccharose Schleim. Indessen machen die morphologischen und entwickelungsgeschichtlichen Angaben es wahrscheinlich, daß es sich nicht um eine einzige Art gehandelt hat, sondern um verschiedene, teils den echten Kokkaceen (Streptococcus) teils den Bakteriaceen (Bacillus?) angehörige Arten.

Auch bei dem Schleimfluß der Bäume, der besonders von LUDWIG (69—73) und HANSEN (43) untersucht worden ist, sind Bakterien gefunden worden, die jedoch wahrscheinlich mit der Krankheit selbst nichts zu thun haben, aber durch starke Gallerthüllen wenigstens teilweise zu der schleimigen Beschaffenheit des aus den kranken Bäumen ausfließenden Saftes beitragen. Eine nähere Untersuchung dieser Bakterienarten fehlt bis jetzt.

Auch im Brot finden durch Bakterien hervorgerufene Gärungserscheinungen statt. Als normaler Vorgang, durch Bakterien erzeugt, darf die Säuerung des Brotteiges gelten, welche wohl durch sehr verschiedene Bakterienarten hervorgerufen werden kann. Solche Bakterien sind wiederholt beschrieben worden von LAURENT (61), PETERS (82), LEHMANN (62) und anderen. Dagegen können durch manche Arten auch anormale Gärungen im Brot auftreten; dasselbe kann eine klebrige fadenziehende Beschaffenheit und oft auch einen höchst widerwärtigen Geruch erhalten. LAURENT macht seinen Bacillus pannificans, der normalerweise die Säuerung und Lockerung des Brotes bewirken soll, auch dafür verantwortlich. UFFELMANN (100) fand als Erreger einer solchen fadenziehenden Beschaffenheit des Brotes den Bacillus liodermos und den Bacillus mesentericus vulgatus. KRATSCHMER und NIEMITOWICZ (58) fanden in solchem Brote ebenfalls den Bacillus mesentericus vulgatus als Erreger. Ich selbst habe in der Karlsruher Lebensmittelprüfungsstation wiederholt fadenziehendes Brot in die Hände bekommen und stets den Bacillus mesentericus vulgatus darin gefunden. Stellt sich, was seltener vorkommt, noch ein übler Geruch nach Trimethylamin bei verdorbenem Brote ein, so sind jedenfalls noch andere Bakterienarten an der Zersetzung beteiligt.

Unter den übrigen mehr oder weniger genau hinsichtlich der Thätigkeit der Bakterien untersuchten Gärungen wäre zunächst noch die Indigogärung zu erwähnen, bei welcher nach ALVAREZ (3) der Bacillus indigogenus die Hauptrolle spielen soll. Nach demselben Autor sind auch die Organismen des Rhinoskleroms und der Pneumonie imstande, Indigogärung herbeizuführen. Vielleicht sind aber

bei der Indigofermentation Fermente im Spiel, die durchaus nicht immer von Bakterien erzeugt werden müssen, sondern entweder anderen Pilzen ihren Ursprung verdanken oder in der Pflanze selbst vorhanden sind.

Praktisch von größter Wichtigkeit sind die verschiedenen durch Bakterien verursachten Gärungsprozesse bei der Käsebereitung und die dabei vorkommenden abnormen Vorgänge bei der Reifung, die ebenfalls meist durch Bakterien verursacht werden. Dieselben bieten jedoch vorläufig ebenso wie die verschiedenen durch Bakterien verursachten Krankheiten von Wein und Bier für die Systematik noch kein besonderes Interesse, da die dabei thätigen Organismen morphologich und entwickelungsgeschichtlich so unvollkommen beschrieben sind, daß eine Wiedererkennung meist nicht sicher zu ermöglichen sein dürfte. Außerdem ist eine gründliche Durcharbeitung dieser Gebiete noch nicht in wünschenswerter Weise erfolgt.

Eine andere Art der Zersetzungsprozesse, an der sich die Bakterien ebenfalls hervorragend beteiligen, ist die Fäulnis. Bezeichnet man mit Verwesung ganz allgemein die Zersetzung tierischer oder pflanzlicher Körper ohne Rücksicht auf deren chemische Beschaffenheit, so kann man als Gärung die Zersetzung der stickstofffreien organischen Verbindungen, insbesondere der Kohlehydrate, als Fäulnis die Zersetzung der stickstoffhaltigen organischen Verbindungen durch Organismen auffassen.

Die Fäulnis ist in erster Linie eine Zersetzung der Eiweißkörper; sie geht häufig, nicht immer mit der Entwickelung widerwärtiger Gerüche einher. Der Fäulnis unterliegen auch künstlich dargestellte organische Stickstoffverbindungen, auch künstlich erzeugter Harnstoff fault, wenn er durch Bakterien zersetzt wird. Das Wort Verwesung hat aber einen anderen Sinn, es bedeutet nicht die Zersetzung chemischer Verbindungen, sondern den Zerfall organisierter Substanz; man kann von faulendem, aber nicht von verwesendem Harnstoff sprechen. Auch die gewöhnlich verbreitete Ansicht, daß die Verwesung durch aërobe, die Fäulnis durch anaërobe Organismen erzeugt werde, ist nicht stichhaltig, denn viele Bakterien zersetzen bei reichlicher Luftzufuhr die Eiweißkörper ebenfalls unter Entwickelung von abscheulich riechenden Gasen.

Die verschiedenen Prozesse, die sich bei der Zersetzung von Eiweißkörpern abspielen, sind noch wenig aufgeklärt, doch ist es sicher, daß die Bakterien sich dabei sehr ungleich verhalten und daß die verschiedenen Arten nicht nur eine chemische Verbindung in sehr mannigfaltiger Weise zerlegen, sondern daß sie auch in ihrem Zersetzungsvermögen verschiedenen stickstoffhaltigen Verbindungen gegenüber sehr voneinander abweichende Thätigkeiten zeigen.

Auf den Chemismus der Fäulnisvorgänge braucht an dieser Stelle nicht weiter eingegangen zu werden, dagegen ist es notwendig, die Verschiedenheit der dabei entstehenden Stoffwechselprodukte weiter zu betrachten, da sie sehr oft in einfachster Weise eine Unterscheidung verwandter Arten gestattet. Vielfach sind uns allerdings die entstehenden Verbindungen selbst noch mehr oder weniger unbekannt, namentlich auch, soweit es sich um die eigentümlichen, oft undefinierbaren Gerüche handelt, die den Bakterienkulturen anhaften und zuweilen schon ganz allein eine Art erkennen lassen. Die Bacillen des malignen Oedems und des Rauschbrandes sind durch den Geruch der

Kulturen sowohl als der Oedemflüssigkeit sicher zu unterscheiden. Es ist jedoch hervorzuheben, daß sich gerade in künstlichen Kulturen sehr oft die charakteristischen Gerüche nach längerer oder kürzerer Zeit verlieren.

Unter den Gasen, welche bei der Zersetzung von Eiweißstoffen durch Bakterien entstehen, ist am häufigsten Kohlensäure und Ammoniak, welches letztere allerdings meist gleich wieder gebunden wird. Auch Wasserstoff und bei gewissen Vorgängen auch geringe Mengen von Sauerstoff können entbunden werden. Von sehr vielen Bakterien wird Schwefelwasserstoff entwickelt, namentlich wenn sie gezwungen sind, unter geringer Sauerstoffzufuhr zu leben. Diese Prozesse sind besonders von RUBNER (89, 90) PETRI und MAASSEN (83—85), KEMPNER (49), STAGNITTA-BALISTRERI (95), KARPLUS (47), BEYERINCK (8) untersucht worden. Als ein höchst widerlich riechendes Gas wurde von NENCKI und SIEBER (78) das Methylmercaptan unter den Fäulnisprodukten des Bacillus liquefaciens magnus, sowie eines von EISENLOHR bei Schleimhautemphysem gefundenen Bacteriums nachgewiesen. Karplus (47) fand es neben Schwefelwasserstoff unter den Zersetzungsprodukten eines Harnbacteriums. Ein sehr häufiges bei der Fäulnis von Eiweißstoffen auftretendes Gas ist auch das Trimethylamin, welches z. B. auch von dem Bacillus prodigiosus entwickelt wird. Kohlenwasserstoffe verschiedener Art scheinen häufig gebildet zu werden, bei der Fäulnis von Fischen auch Phosphorwasserstoff; im übrigen können die in Bakterienkulturen auftretenden Gerüche aber vielfach auch festen und flüssigen Stoffwechselprodukten ihren Ursprung verdanken.

Zu solchen stark riechenden, bei der Zersetzung der Eiweißkörper durch Bakterien nicht selten auftretenden Stoffwechselprodukten gehören z. B. Indol und Skatol. Hier ist auch die bereits an anderer Stelle besprochene Nitrosoindolreaktion, welche viele Bakterienkulturen zeigen, zu erwähnen. Andere interessante, nicht durch ihren Geruch sich auszeichnende Stoffwechselprodukte bei der Eiweißzersetzung sind z. B. Leucin und Tyrosin, welche auch von der Bauchspeicheldrüse abgeschieden werden. Diese Stoffe werden von anderen Arten noch weiter zerlegt, wie sich in der Natur überhaupt ein Zersetzungsprozeß an den anderen anschließt. Auch die Bakterienflora in ein und derselben faulenden Substanz ändert sich, wie MOUGINET (74) genauer beobachtete, mit der fortschreitenden Zersetzung.

Obwohl wir über derartige Zersetzungen und Zersetzungsprodukte bei der Eiweißfäulnis durch Bakterien etwas besser unterrichtet sind, haben dieselben doch für die Systematik eine untergeordnete Bedeutung, weil uns die dabei eine Rolle spielenden Arten gänzlich unbekannt sind, wir wissen eben nur, daß es Bakterien sind, die diese Zersetzungen bewirken. Das Gleiche gilt von den Zersetzungen, bei welchen die eigentümlichen, teilweise als heftige Gifte bekannten Ptomaine entstehen. Collidin, Cholin Neurin, Neuridin, Putrescin, Cadaverin und andere sind, besonders von BRIEGER (14) aus faulenden Eiweißstoffen isoliert worden; welchen Bakterien sie aber ihre Entstehung verdanken, ist unbekannt. Nur von VAUGHAN (101) wurde ein Bacterium beschrieben, welches ein giftiges Ptomain, das Tyrotoxicon, in Käse und Milch erzeugt. Die Käse-, Fleisch-, Wurst- und Fischvergiftungen sind wohl zumeist auf solche von Bakterien abgeschiedene Ptomaine zurückzuführen; oft sind die Bakterien, welche

dabei eine Rolle spielen, beschrieben worden, aber nicht die von ihnen erzeugten Gifte.

Völlig anderer Art sind die giftigen Eiweißkörper, welche teils durch Spaltung aus anderen Eiweißstoffen durch Bakterien gebildet werden, teils auch von den letzteren synthetisch ohne Zersetzung von Eiweißkörpern aufgebaut werden können. Sie gehören zu den furchtbarsten aller Gifte, sind aber zur Zeit ihrer chemischen Struktur nach so völlig unbekannt, daß sie zunächst nur für den Physiologen und Mediziner Interesse haben.

Aehnlich diesen Eiweißstoffen verhalten sich die ungiftigen Fermente, von denen besonders die leim- und fibrinlösenden bei den Bakterien verbreitet sind. Die meist als besonders wichtiges Merkmal angesehene Verflüssigung der Gelatinekulturen ist auf ein solches Ferment zurückzuführen. Fermi (19), der die Fermente verschiedener Bakterien untersuchte, konnte feststellen, daß sich die von verschiedenen Arten abgesonderten leimlösenden Fermente höheren Temperaturen gegenüber verschieden verhalten, und daß sie wahrscheinlich auch unter sich verschieden sind. Pepsin wurde von den untersuchten Arten nicht gebildet, dagegen ist es wohl möglich, daß es doch von Bakterien produziert werden kann. Uebrigens werden derartige Fermente meist nur dann von den Bakterien gebildet, wenn die letzteren auf eiweißhaltigen Nährboden gezüchtet werden. Auch ein Ferment, welches dem Labferment nahe steht, jedoch auch gekochte Milch zur Gerinnung zu bringen vermag, wird von sehr vielen Bakterien gebildet. Ebenso kommt einigen Bakterien die Fähigkeit zu, das geronnene Kaseïn durch ein besonderes Ferment (Kasease) wieder zu lösen; manche Arten (z. B. die Tyrothrix-Arten Duclaux's zum Teil) haben die Fähigkeit, zuerst das Kaseïn zu fällen und dann wieder zu lösen. Andere Arten vermögen durch besondere verschiedenartige Fermente nicht gärungsfähige Kohlehydrate in gärungsfähige umzuwandeln; auch die Lösung von Pektinsubstanzen ist vielleicht auf die Thätigkeit von Bakterienfermenten zurückzuführen. Ueberhaupt sind Fermente allgemein bei Bakterien verbreitet, doch ist uns vielfach nicht nur ihre Beschaffenheit, sondern auch ihre Wirkung unbekannt, wie dies beispielsweise bei der Tabakfermentation, die erst in den letzten Jahren durch Suchsland (98) weiter verfolgt wurde, der Fall ist. So interessant die ganze Lehre von den Enzymen der Bakterien für den Physiologen ist, so wenig läßt sie sich für die Systematik verwenden.

Auf Zersetzungsvorgänge anderer Art wird noch in einigen besonderen Kapiteln einzugehen sein, manche, wie die Gärungs- und Zersetzungsprozesse in der Gerberei, sind noch so wenig bekannt, daß sie hier ganz übergangen werden können. Dagegen mag noch auf eine eigentümliche Erscheinung aufmerksam gemacht werden, die namentlich in künstlichen Kulturen zu beobachten ist, nämlich der Antagonismus, welcher zwischen gewissen Bakterien besteht und auf der giftigen resp. wachstumshemmenden Wirkung der ausgeschiedenen Stoffwechselprodukte beruht. Der Gedanke, bakterielle Krankheiten durch andere Bakterien oder deren Stoffwechselprodukte zu heilen, ist wiederholt ausgesprochen worden und führte zu Untersuchungen über solche Antagonisten unter den Bakterien. Doehle (17) fand in einer alten, nicht mehr virulenten Kultur von Streptococcus erysipelatos einen solchen Antagonisten gegen Bacterium An-

thracis, während andere virulente Kulturen der ersteren Art diesen Antagonismus nicht zeigten. Es ist dies ein Beispiel dafür, wie sich in künstlichen Kulturen die Stoffwechselprodukte ein und derselben Art ändern können und wie wenig Wert man auf dieselben von systematischem Standpunkt aus legen darf. Die Untersuchungen LEWEK's (66) zeigten ebenfalls das Vorhandensein von Antagonisten unter den Bakterien, und er konnte feststellen, daß Bacillus fluorescens putidus imstande ist, Bact. anthracis und Micrococcus pyogenes aureus zu vernichten. Auch Bact. coli und Bacillus fluorescens liquefaciens hindern die Entwickelung des Bact. anthracis. Andere Arten sind weniger empfindlich gegen die Stoffwechselprodukte der genannten Bakterien. Als ein starker Antagonist des Milzbrandbacteriums erscheint auch nach BLAGOVESTCHENSKY (9) der Organismus des blauen Eiters. OLITZKY (79) kommt hinsichtlich des Bacillus fluorescens liquefaciens zu andern Resultaten als LEWEK. Er fand, daß dieser Organismus auch gegenüber Microc. pyogenes aureus und Bacillus typhi als starker Antagonist sich bewährt. Diese Verschiedenheit der Ergebnisse kann entweder in einer Aenderung der Bildung von Stoffwechselprodukten bei einer Art ihre Ursache haben, oder was ebenso wahrscheinlich ist, es haben den beiden Forschern verschiedene fluorescierende und die Gelatine verflüssigende Arten vorgelegen, denn es ist kein Zweifel, daß der gegenwärtig als Bacillus fluorescens liquefaciens bezeichnete Organismus eine Sammelspecies ist. GABRITSCHEWSKY und MALJUTIN (32) sind der Ansicht, daß zwischen Cholerabakterien und Bacillus coli ein Antagonismus bestehe, was jedoch von KEMPNER (50) in Abrede gestellt wird. Ebenso entgegengesetzt sind die Urteile über einen Antagonismus zwischen Cholerabakterien und Bac. pyocyaneus. Es ist wahrscheinlich, daß nicht nur die verschiedenen Kulturformen, sondern auch die Ernährungsverhältnisse zu den widersprechenden Resultaten geführt haben. Auch in der freien Natur werden die Eigenschaften der Bakterien in dieser Beziehung wahrscheinlich häufig Aenderungen erleiden.

Bezüglich der sehr zahlreichen Bakterien, welche von v. FREUDENREICH, KRAMER, ADAMETZ, WEIGMANN und anderen bei anormalen Gärungsprozessen in Milch, Käse, Butter, Wein und Bier gefunden wurden, muß auf die specielle Beschreibung im zweiten Teil verwiesen werden; die Erörterung ihrer sehr interessanten physiologischen Eigenschaften würde an dieser Stelle zu weit führen.

Litteratur.

1) **Adametz, L.**, *Bakteriologische Untersuchungen über den Reifungsprozeß der Käse, Landwirtschaftl. Jahrb.* 1889 *p.* 227.

2) — — *Untersuchungen über Bacillus lactis viscosus, einen weitverbreiteten milchwirtschaftlichen Schädling, Berl. landwirtschaftl. Jahrb.* 1891.

3) **Alvarez**, *Sur un nouveau microbe déterminant la fermentation indigotique et la production de l'indigo bleu, Compt. rend. de l'Acad. de sc. de Paris T. CV* 1887 *No.* 5.

4) **Baier**, *Ueber Buttersäuregärung, Centralbl f. Bakt. II. Abt. Bd. I* 1895 *p.* 17.

5) **Baumann**, *Beiträge zur Erforschung der Käsereifung, Landwirtschaftl. Versuchsstationen Bd. XLII* 1893 *p.* 151.

6) **Beyerinck**, *Verfahren zum Nachweise der Säureabsonderung bei Mikroben, Centralbl. f. Bakt. Bd. IX* 1891 *p.* 781.

7) **Beyerinck**, *Ueber die Butylalkoholgärung und das Butylferment*, *Verhandl. der Koninkl. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam Sect II Deel I* (1893) *No.* 10
8) — — *Ueber Spirillum desulfuricans als Ursache von Sulfatreduktion*, *Centralbl. f. Bakt II. Abt. Bd. I* 1895 *p.* 1.
9) **Blagovestchensky**, *Sur l'antagonisme entre les bacilles du charbon et ceux du pus bleu*, *Annales de l'Inst. Pasteur* 1890 *No. II.*
10) **Bolley**, *Ueber die Konstanz von Bakterienarten in normaler Rohmilch*, *Centralbl. f. Bakt. II. Abt. Bd. I.* 1895 *p.* 795.
11) **Botkin**, *Ueber einen Bacillus butyricus*, *Zeitschr. f. Hyg. Bd. XI p.* 421.
12) **Bräutigam**, *Micrococcus gelatinogenus*, *Pharmaceut. Centralhalle Bd. XXXII* 1891 *p.* 427.
13) **Brieger** und **Fraenkel**, *Untersuchungen über Bakteriengifte*, *Berl. klin. Woch.* 1890 *No.* 11 u. 12.
14) **Brieger, L.**, *Ueber Ptomaine*, *Heft* 1—3, *Berlin* 1885/86.
15) **Cavazzani**, *Zur Kenntnis der diastatischen Wirkung der Bakterien*, *Centralbl. f. Bakt. Bd. XIII* 1893 *p.* 587.
16) **Conn**, *Ueber einen bitters Milch erzeugenden Micrococcus*, *Centralbl. f. Bakt. Bd. IX* 1891 *p.* 653.
17) **Doehle**, *Beobachtungen über einen Antagonisten des Milzbrandes*, *Habilitationsschrift. Kiel* 1889.
18) **Duclaux**, *Mémoires sur le lait*, *Ann. de l'Institut agron.* 1882.
19) **Fermi**, *Die Leim und Fibrin lösenden und die diastatischen Fermente der Mikroorganismen*, *Centralbl. f. Bakt. Bd. VII* 1889 *p.* 449.
20) **Fitz**, *Ber. der Deutsch. chem Gesellsch. Jahrg.* 1882 *p.* 867.
21) — — *Ber. der Deutsch. chem. Gesellsch. In verschiedenen Bänden von* 1873—1884.
22) **Flügge**, *Die Aufgaben und Leistungen der Milchsterilisierung gegenüber den Darmkrankheiten der Säuglinge*, *Zeitschr. f. Hyg. Bd. XVII.*
23) **Frankland, P.**, *Decomposition of mannitol and dextrose by the Bacillus ethacticus. Transact. of the Chem. Soc.* 1892.
24) — — *and* **Fox**, *On a pure fermentation of mannite and glycerin*, *Proceedings of the R. Society of London Vol. XLVI* 1889 *p.* 345.
25) — — *and* **Frew**, *A pure fermentation of mannitol and dulcitol*, *Transact. of the Chem. Soc.* 1892 *p.* 254.
26) — — — — *The fermentation of calcium glycerate by the Bacillus ethaceticus*, *Transact. of the Chem. Soc.* 1891.
27) — — — — *An optically active glycerie acids*, *Transact. of the Chem. Soc* 1892.
28) — — *and* **Mac Gregor, J.**, *Fermentation of arabinose with the Bacillus ethacticus*, *Transact. of the Chem. Soc.* 1892.
29) **v. Freudenreich**, *Sur quelques bactéries produisant le boursoufflement des fromages. Annales de micrographie T. II* 1890 *No.* 8.
30) — — *Recherches préliminaires sur le rôle des bactéries dans la maturation du fromage d'Emmenthal*, *Annales de micrographie T. II* 1890 *p.* 115.
31) — — *Beitrag zur Kenntnis der Ursache des bitteren Käses und der bitteren Milch*, *Landwirtsch. Jahrb. der Schweiz Bd. VIII p.* 135.
32) **Gabritschewsky, G.**, *und* **Maljutin, E.**, *Ueber die bakterienfeindlichen Eigenschaften des Cholerabacillus*, *Centralbl. f. Bakt. Bd. XIII* 1893 *p.* 780.
33) **Glaser**, *Zur Gallertausscheidung in Rübensäften*, *Centralbl. f Bakt. II. Abt. Bd. I* 1895 *p.* 879.
34) **Gosio**, *Ueber Links-Milchsäure bildende Vibrionen*, *Arch. f. Hyg. Bd. XXI* 1894 *p.* 114.
35) **Griffith**, *Sur une nouvelle ptomaine de putréfaction obtenu par la culture du Bacterium Allii*, *Compt. rend. de l'Acad. de sc. de Paris T. CX* 1890 *p.* 416.
36) **Grimbert, S.**, *Fermentation anaérobie produite par le Bacillus orthobutylicus, ses variations sous certaines influences biologiques*, *Ann. de l'Inst. Pasteur T. VII* 1893 *p.* 353.
37) **Gruber, Max**, *Eine Methode der Kultur anaërobischer Bakterien*, *Centralbl. f. Bakt. Bd. I* 1887 *p.* 367.
38) **Guillebeau**, *Beiträge zur Lehre von den Ursachen der fadenziehenden Milch*, *Landwirtschaftl. Jahrb. der Schweiz* 1891.
39) **Günther, Carl**, *und* **Thierfelder, Hans**, *Bakteriologische und chemische Studien über spontane Milchgerinnung*, *Arch. f. Hyg. Bd. XXV Heft* 2.
40) **Hansen**, *Mycoderma aceti et Mycoderma Pasteurianum*, *Compte rendu des travaux du laboratoire de Carlsberg T. I. p.* 96.
41) — — *Recherches sur les bactéries acétifiantes*, *Compte rendu des travaux du laboratoire de Carlsberg T. III Livr.* 3 *p.* 182.
42) — — *Botanische Untersuchungen über Essigsäurebakterien*, *Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch.* 1893.
43) — — *Ueber die in dem Schleimflusse lebender Bäume beobachteten Mikroorganismen*, *Centralbl. f. Bakt. Bd. V* 1889 *p.* 632.

44) **Hueppe**, F., *Untersuchungen über die Zersetzung der Milch durch Mikroorganismen, Mitt aus dem Kais. Gesundheitsamt Bd. II* 1884.
45) **Iwanow**, *Sur la production des acides volatiles dans les cultures du bacille charbonneux, Annales de l'Inst Pasteur* 1892 *No.* 2 *p.* 131.
46) **Jaquemart**, *Les ptomaines, histoire et charactères chimiques, Journ. de méd. de chir. et de pharmacol. Bruxelles* 1890 *No.* 18.
47) **Karplus**, *Ueber die Entwickelung von Schwefelwasserstoff und Methylmercaptan durch ein Harnbacterium, Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. u. f. klin. Med. Bd. OXXXI p.* 210.
48) **Kedrowski**, *Ueber zwei Buttersäure produzierende Bakterienarten, Zeitschr. f. Hyg. Bd. XVI p.* 445.
49) **Kempner**, *Ueber Schwefelwasserstoffbildung des Choleravibrio im Hühnerei, Arch. f. Hyg Bd. XXI* 1894 *p.* 317.
50) — — *Ueber den vermeintlichen Antagonismus zwischen dem Choleravibrio und dem Bacterium coli commune, Centralbl. f. Bakt. Bd. XVII* 1895 *p.* 82.
51) **v. Klecki**, *Ueber einige aus ranziger Butter kultivierte Mikroorganismen. Centralbl. f. Bakt. Bd. XV* 1894 *p.* 354.
52) *Ueber den Reifungsprozefs der Käse, Centralbl. f. Bakt. II. Abt. Bd. II p.* 21.
53) *Ein neuer Buttersäuregärungserreger (Bacillus saccharobutyricus) und dessen Beziehungen zur Reifung und Lochung des Quargelkäses, Centralbl. f. Bakt. II. Abt. Bd. II p.* 169.
54) **Koch** und **Hosaeus**, *Ueber einen neuen Froschlaich der Zuckerfabriken, Centralbl. f. Bakt. Bd. XVI* 1894 *p.* 225.
55) **Kramer, E.**, *Studien über die schleimige Gärung, Monatsh. f. Chem. Bd. X* 1889 *p.* 467.
56) — — *Bakteriologische Untersuchungen über das Umschlagen des Weines, Landwirtschaftl. Versuchsstationen Bd. XXXVII p.* 325.
57) — — *Die Bakteriologie in ihren Beziehungen zur Landwirtschaft und den landwirtsch.-technischen Gewerben, Wien* 1890.
58) **Kratschmer** und **Niemitowics**, *Aus dem chemischen Laboratorium des K. K österr. Militär-Sanitäts-Komitee* 1889.
59) **van Laer**, *Note sur les fermentations visqueuses; Mém. de l'Acad. royale de Belgique T. XLIII* 1889.
60) **Lafar**, *Physiologische Studien über Essiggärung und Schnellessigfabrikation, Centralbl. f. Bakt II. Abt. Bd. I* 1895 *p.* 129.
61) **Laurent**, *La bactérie de la fermentation panaire, Bull. de l'Acad. Royale de Belgique T. B. — Zeitschr. f. Nahrungsmitteluntersuch.* 1887 *Heft II.*
62) **Lehmann**, *Ueber die Sauerteiggärung und die Beziehungen des Bacillus levans zum Bact. coli commune, Centralbl. f. Bakt. Bd. XV* 1894 *p.* 350.
63) **Leichmann**, *Ueber eine schleimige Gärung der Milch, Landwirtsch. Versuchsstationen Bd. XLIII Heft* 5 *p* 375.
64) — — *Ueber die im Brennereiprozefs bei der Bereitung der Kunsthefe auftretende spontane Milchsäuregärung, Centralbl. f. Bakt. II. Abt. Bd. II* 1896 *p.* 281.
65) — — *Ueber die freiwillige Säuerung der Milch, Milchzeitung* 1894 *No.* 33.
66) **Lewek**, *Ueber den Wachstumseinfluss nicht pathogener Spaltpilze auf pathogene, Ziegler's Beiträge zur path. Anatomie u. z. allg. Path. Bd. VI Heft* 3.
67) **Liborius**, *Beiträge zur Kenntnis des Sauerstoffbedürfnisses der Bakterien, Zeitschr. f. Hyg Bd. I p.* 115.
68) **Loew**, *Ueber einen Bacillus, welcher Ameisensäure und Formaldehyd assimilieren kann, Centralbl. f. Bakt. Bd. XII* 1892 *p.* 462.
69) **Ludwig**, *Ueber die Verbreiter der Alkoholgärung und des Schleimflusses der Eichen und verwandter Baumkrankheiten, Deutsche bot. Monatsschr. Bd. VIII* 1890 *No.* 5 *u.* 6.
70) — — *Der Milch- und Rotfluss der Bäume und ihre Urheber, Centralbl. f. Bakt. Bd. X* 1891 *p.* 10.
71) — — *Weitere Beobachtungen über Pilzflüsse der Bäume, Centralbl. f. Bakt. Bd. XVI* 1894 *p.* 59.
72) — — *Ueber einen neuen pilzlichen Organismus im braunen Schleimfluss der Rofskastanien (Eomyces Criéanus), Centralbl. f Bakt. Bd XVI* 1894 *p.* 905.
73) — — *Die Genossenschaften der Baumflufsorganismen, Centralbl. f. Bakt. II. Abt. Bd. II* 1896 *p.* 337.
74) **Mouginet**, *Quelques bactéries des putréfactions, Nancy* 1894.
75) **v. Nencki**, *Die isomeren Milchsäuren als Erkennungsmittel einzelner Spaltpilzarten, Centralbl. f. Bakt. Bd. IX* 1891 *p.* 304.
76) — — *Untersuchungen über die Zersetzung des Eiweifses durch anaërobe Spaltpilze. Sitzungsber. der Kais. Akad d. Wissensch. in Wien, Mai* 1889.
77) — — und **Sieber**, *Ueber die Bildung der Paramilchsäure durch Gärung des Zuckers, Sitzungsber. d. Kais Akad. d. Wissensch. in Wien, Mai* 1887.

78) **v. Nencki und Sieber**, *Zur Kenntnis der bei der Eiweifsgärung auftretenden Gase, Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wissensch. in Wien, Mai* 1889.
79) **Olitsky**, *Ueber die antagonistischen Wirkungen des Bacillus fluorescens liquefaciens und seine hygienische Bedeutung, Inaug.-Diss. Bern* 1891.
80) **Omelianski, V.**, *Sur la fermentation de la cellulose, Compt. rend. des séances de l'Acad. d. sc. de Paris 4. Nov.* 1895.
81) **Perdrix.** *Sur les fermentations produites par un microbe anaérobie de l'eau, Ann. de l'Inst. Pasteur T. V* 1891 *p.* 286.
82) **Peters, W. L.**, *Die Organismen des Sauerteigs und deren Bedeutung für die Brotgärung, Bot. Zeit.* 1889.
83) **Petri und Maassen**, *Ueber die Bildung von Schwefelwasserstoff durch die krankheitserregenden Bakterien unter besonderer Berücksichtigung des Schweinerotlaufs, Veröffentl. des Kais. Gesundh.-Amtes* 1892 *No.* 7.
84) — — *Weitere Beiträge zur Schwefelwasserstoffbildung aërober Bakterien und kurze Angaben über Merkaptanbildung derselben, Arb. a. d. Kais. Gesundheitsamt Bd. IX* 1893 *p.* 490.
85) — — *Beiträge zur Biologie der krankheitserregenden Bakterien, insbesondere über die Bildung von Schwefelwasserstoff durch dieselben unter vornehmlicher Berücksichtigung des Schweinerotlaufs, Arb. a. d. Kais. Gesundheitsamt Bd. VIII* 1893 *p.* 318.
86) **Petruschky**, *Bakteriochemische Untersuchungen, Centralbl. f. Bakt. Bd. VI p.* 625 *und Bd. VII p.* 1.
87) **Prazmowsky**, *Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte und Fermentwirkung einiger Bakterien, Leipzig* 1880.
88) **Ritsert**, *Bakteriologische Untersuchungen über das Schleimigwerden der Infusa, Ber. d. Pharmac. Gesellsch. Bd I* 1891 *p.* 389.
89) **Rubner.** *Ueber den Modus der Schwefelwasserstoffbildung bei Bakterien, Archiv f. Hyg. Bd. XVI p.* 53.
90) — — *Die Wanderung des Schwefels im Stoffwechsel der Bakterien, Arch. f. Hyg. Bd. XVI p.* 78.
91) **Schardinger**, *Ueber eine neue optisch aktive Modifikation der Milchsäure, durch bakterielle Spaltung des Rohzuckers erhalten, Monatsh. f. Chem. Bd. XI* 1890 *p.* 545.
92) **Scholl**, *Beiträge zur Kenntnis der Milchzersetzungen durch Mikroorganismen, II. Ueber Milchsäuregärung, Fortschr. d. Med.* 1890 *No.* 2.
93) **von Senus, A. H. C.**, *Beiträge zur Kenntnis der Cellulosegärung, Dissert. Leiden* 1890.
94) **Smith**, *Einige Bemerkungen über Säure- und Alkalibildung bei Bakterien, Centralbl f. Bakt. Bd. VIII p.* 389.
95) **Stagnitta-Balistreri**, *Die Verbreitung der Schwefelwasserstoffbildung unter den Bakterien. Arch. f. Hyg. Bd. XVI p.* 10.
96) **Sterling**, *Die peptonisierenden Bakterien der Kuhmilch, Centralbl. f. Bakt. II. Abt Bd. I* 1895 *p.* 473.
97) **Stift**, *Ueber die in den Produkten der Zuckerfabrikation auftretenden Bakterien, Centralbl. f. Bakt II. Abt. Bd. I* 1895 *p.* 277.
98) **Suchsland, E.**, *Ueber Tabakfermentation, Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch. Bd. IX* 1891 *p.* 79.
99) **Van Tieghem**, *Sur la fermentation de la cellulose, Bull. de la Société botanique de France T. XXVI* 1879 *p.* 28.
100) **Uffelmann**, *Verdorbenes Brot, Centralbl. f. Bakt. Bd. VIII* 1890 *p.* 481.
101) **Vaughan, Victor C.**, *A poison-producing bacillus found in ice-cream and cheese, Transactions of the Association of American Physicians* 1896.
102) **Vignal, William**, *Contribution à l'étude des Bactériacées; le bacille mesentericus vulgatus, Paris (Masson)* 1889.
103) **Ward, Marshall**, *The ginger-beer plant and the organisms composing it; a contribution to the study of fermentation yeasts and Bacteria, Proceedings of the R. Society Vol. L No.* 304/305.
104) **Weigmann, H.**, *Ueber den jetzigen Stand der bakteriologischen Forschung auf dem Gebiete des Käsereifungsprozesses, Centralbl. f. Bakt. II. Abt. Bd. II* 1896 *p.* 150.
105) — — *Ueber die Lochbildung und Blähung der Käse, Landwirtsch. Wochenbl f. Schleswig-Holstein* 1890 *No.* 37.
106) — — *Zur Säuerung des Rahmes mittelst Reinkulturen von Säurebakterien, Landwirtsch. Wochenbl. f. Schleswig-Holstein* 1890 *No.* 29.
107) — — *und* **Zeiss**, *Ueber seifige Milch, Centralbl. f. Bakt. Bd. XV* 1894 *p.* 463.
108) **Wermischeff**, *Recherches sur les microbes acétifiants, Annales de l'Inst. Pasteur* 1893 *p.* 213.
109) **Winogradsky, S.**, *Sur le rouissage du lin et son agent microbien, Compt. rend. des séances de l'Acad. d. sc. de Paris* 18. *Nov.* 1895.
110) **Zeidler**, *Beiträge zur Kenntnis einiger in Würze und Bier vorkommenden Bakterien, Wochenschr. f. Brauerei* 1890 *p.* 1213.

Kapitel 5. Parasitismus und Pathogenität.

Die Eigenschaft mancher Bakterienarten, bei Menschen, Tieren und Pflanzen Krankheiten zu erzeugen, die zu den furchtbarsten Plagen gehören, sichert diesen Organismen in weitesten Kreise stets ein hervorragendes Interesse. Und gerade die Pathogenität mancher Arten wird für den Menschen im allgemeinen mit die wichtigste Lebensäußerung der Bakterien bleiben, ihr wird sich auch die meiste Arbeitskraft zuwenden.

Für die Systematik ist sie dagegen nur von sehr beschränktem Interesse; eine scharfe Grenze zwischen pathogenen und nicht pathogenen Arten existiert nicht, und Formen, welche heute noch pathogen sind, können morgen ihre Virulenz eingebüßt haben. Es mag daher wohl aus praktischen Gründen eine Gegenüberstellung pathogener und nicht pathogener Arten zuweilen angezeigt erscheinen, in systematischer Hinsicht ist sie unzulässig. Nichtsdestoweniger darf man natürlich bei einer Gruppe von Organismen, welche ein so großes praktisches Interesse bieten, wie die Krankheitserreger, und deren sichere Erkennung von besonderer Wichtigkeit ist, kein Merkmal, mag es auch noch so unbeständig sein, außer acht lassen.

Es giebt eine ganze Anzahl Bakterienarten, welche als obligate Parasiten anzusprechen sind, welche sich also unter natürlichen Verhältnissen überhaupt nur im menschlichen oder tierischen Körper entwickeln. Hierzu gehören die Organismen des Recurrens, der Lepra, der Tuberkulose, der Gonorrhöe u. s. w. Ja die beiden ersteren sind so obligate Parasiten, daß ihre Kultur bisher überhaupt noch nicht glücken wollte. Diese Eigenschaften sind natürlich für die Erkennung und Abgrenzung der Arten von hervorragender Wichtigkeit auch in systematischer Hinsicht.

Eine andere Gruppe von Bakterien sind fakultative Parasiten; sie finden die Bedingungen ihrer Entwickelung nicht ausschließlich im lebenden menschlichen oder tierischen Körper, sondern auch außerhalb desselben auf geeigneten organischen Substraten. Sie sind auch nicht, wie der Organismus der Tuberkulose, an so hohe Temperaturen gebunden, wie sie, wenigstens in den gemäßigten Klimaten, selten außerhalb des tierischen Körpers vorkommen. Auch den Kampf mit den gewöhnlichen Saprophyten um die Nahrung vermögen sie kürzere oder längere Zeit auszuhalten. Hierher dürften wohl die meisten der Krankheitserreger gehören. Ihre Fähigkeit, bei Menschen oder Tieren bestimmte Krankheiten auszulösen, kann in sehr vielen Fällen ebenfalls als ein vorzügliches Erkennungsmittel benutzt werden und ist insofern für die Systematik von großer Bedeutung. Es darf aber dabei nicht außer acht gelassen werden, daß der Parasitismus dieser Arten, ebenso wie viele andere physiologische Eigenschaften, durchaus keine konstante Größe ist, mit der man rechnen kann, wie mit gewissen Eigenschaften einer chemischen Verbindung. Im Gegenteil, wir finden nicht nur bei verschiedenen, durch denselben Organismus erzeugten Erkrankungen oft Formen von sehr ungleichen parasitischen Eigenschaften, sondern wir sind sogar imstande, durch Einwirkung ganz bestimmter Verhältnisse künstlich diese Eigenschaften, die Virulenz zu ändern oder selbst aufzuheben, ohne dabei die Wachstumsenergie der betreffenden Art zu schwächen.

Ein zweiter Unterschied ist dabei zu machen zwischen wirklich

pathogenen und nur toxisch wirkenden Arten. Bei den ersteren findet eine Vermehrung der Individuen auf Kosten des Wirtes im lebenden Körper statt, bei den letzteren wirken die Bakterien und deren Stoffwechselprodukte nur als Gifte, und die Wirkung würde dieselbe sein, wenn auch abgetötete Bakterien — natürlich ohne dabei erfolgte Vernichtung der Giftstoffe — in den Körper gelangten. Toxisch können sehr viele Bakterien wirken, die nicht im mindesten pathogen sind.

Auch diese Verschiedenheiten sind, so wenig sie auch konstant bleiben mögen, in systematischer Beziehung zu verwerten, und es bietet sich dabei ein für sehr viele Arten vorzügliches Mittel im Tierexperiment. Indessen ist gerade beim Tierexperiment besonders darauf Rücksicht zu nehmen, daß die Virulenz der verschiedenen Kulturformen sehr ungleich sein, ja unter Umständen ganz fehlen kann. Da es sich aber bei der Bestimmung von Bakterien zumeist um frisch gezüchtete Arten handeln wird, so kann man im allgemeinen annehmen, daß die Virulenz sich in der kurzen Zeit nicht so bedeutend ändert.

Manche Arten freilich verlieren ihre parasitäre Angriffskraft in künstlichen Kulturen schon innerhalb weniger Tage, wie beispielsweise das Bacterium pneumoniae (Diplococcus pneumoniae), andere wieder behalten sie dauernd nahezu unverändert, wie Bacterium tuberculosis. Im allgemeinen werden aber die weitaus meisten pathogenen Arten im Laufe einer längeren Kultur, wenn sie nicht hin und wieder den Tierkörper passieren, an Virulenz verlieren oder sie ganz einbüßen.

In vielen Fällen ist das Bild der Krankheit, welche beim Tierexperiment durch eine Bakterienart hervorgerufen wird, so charakteristisch, daß man die letztere sofort danach feststellen kann. In anderen Fällen wird die Empfänglichkeit oder Nichtempfänglichkeit verschiedener Versuchstiere gegenüber gewissen Bakterienarten zur Artbestimmung führen. In neuerer Zeit scheint man in dem Serum der gegen eine bestimmte Bakterienart immunisierten Tiere ein Mittel gefunden zu haben, einige sehr schwer mit Sicherheit zu bestimmende Bakterienarten, bei denen das Tierexperiment nicht genügt, von den verwandten Arten zu unterscheiden. Pfeiffer (26) wendet zur Diagnose der Cholera folgende Methode an: Es werden Meerschweinchen gegen Cholera möglichst hochgradig immunisiert und eine geringe Menge von dem Blutserum dieser Tiere gleichzeitig mit der zu prüfenden Kultur der virulenten, verdächtigen Art einem nicht immunisierten Meerschweinchen in die Bauchhöhle gespritzt. Handelt es sich um echte Choleraorganismen, so werden dieselben durch die geringsten Mengen des Serums vernichtet, während dies bei anderen ähnlichen und auf Tiere ähnlich wirkenden Schraubenbakterien nicht der Fall ist. Gruber und Durham (10) fanden, daß das Blutserum von Meerschweinchen, die gegen Cholera immunisiert sind, schon im Reagensglase oder bei der Untersuchung im hängenden Tropfen eine so auffallende Wirkung auf die Choleraorganismen ausübt, daß die Feststellung der Art leicht auf diese Weise erfolgen kann. Das Serum bringt nämlich die Membranen der Zellen zu einer eigentümlichen Verquellung, wodurch sie klebrig werden und sich zusammenballen (Agglutination), während andere Arten, mit seltenen Ausnahmen (vergl. den speciellen Teil), diese Erscheinung nicht zeigen.

Wahrscheinlich ist hierdurch ein neuer Weg gezeigt, die schwierige

Artunterscheidung wenigstens bei einigen Bakterien zu erleichtern; vorläufig ist die ganze Methode jedoch noch so umständlich, daß sie kaum einer allgemeineren Anwendung fähig ist. Ihr weiterer Ausbau wäre auch im Interesse der Systematik sehr zu wünschen.

Die Pflanzen sind im allgemeinen weit weniger zu Bakterienkrankheiten disponiert als Menschen und Tiere und zwar, wie ich schon früher (19) besonders betont habe, weil ihre feste Zellmembran dem Eindringen der Bakterien große Schwierigkeiten entgegensetzt, nicht nur, weil der Zellsaft der Pflanzen sauer reagiert, wie mir von anderer Seite entgegengehalten wurde. Denn die Zahl der Bakterien, welche auf sauren Nährböden gut gedeihen, ist eine recht beträchtliche, und es wäre merkwürdig, wenn sich Bakterien nicht hätten diesen Verhältnissen in der freien Natur anpassen können, was im Laboratorium in verhältnismäßig kurzer Zeit bis zu einem gewissen Grade gelingt. Es handelt sich hier ja nicht um die Erwerbung einer durchaus neuen Eigenschaft, sondern nur um eine graduelle Steigerung der Fähigkeit, auch auf schwach und schließlich stärker sauren Nährsubstraten zu gedeihen.

Ganz anders verhält es sich aber mit dem Eindringen der Bakterien in die Pflanzen; die Cellulosemembran setzt ihnen ein absolut undurchdringliches Hindernis entgegen, denn sie besitzen mit verschwindenden Ausnahmen nicht die Fähigkeit, Cellulose zu lösen. Die Ausscheidung eines celluloselösenden Fermentes würde aber die Erwerbung einer vollständig neuen Eigenschaft sein, welche jedenfalls weniger leicht erfolgt, als die Anpassung an eine andere Reaktion des Nährbodens.

Daß aber die Bakterien nicht durch die Spaltöffnungen eindringen, erklärt sich sehr einfach dadurch, daß sie auf der Oberfläche keine Nährsubstrate und Feuchtigkeit finden und deshalb nicht wachsen, während z. B. bei den Fadenpilzen das Wachstum eine Zeit lang durch die Reservestoffe der Spore gesichert ist. So lassen sich viele Thatsachen erklären, die in der Verschiedenheit von Pilzen und Bakterien hinsichtlich ihrer Entwickelungsweise begründet sind.

Daß übrigens diese Verhältnisse nicht immer bestehen, ist selbstverständlich; es sind auch thatsächlich eine Reihe von Pflanzenkrankheiten bekannt geworden, die auf Bakterien zurückzuführen sind. Bei einer sehr großen Zahl von Pflanzenkrankheiten aber, die man auf Rechnung der Bakterien gesetzt hat, ist es durchaus nicht einwandsfrei nachgewiesen, ob diese Organismen wirklich die Erreger der Krankheit oder nur zufällige, infolge der Krankheit eingetretene und sich entwickelnde Saprophyten sind. In dieser Beziehung kann vielen Botanikern der Vorwurf nicht erspart werden, allzu wenig Kritik an ihre Untersuchungen gelegt und die so vorzüglich ausgebildete Methode der medizinischen Forschung auf dem verwandten Gebiete völlig ignoriert zu haben. Hier aber ist ein Punkt, wo der Botaniker von dem Mediziner sehr viel lernen kann und wo er dessen Methoden befolgen muß, um zu richtigen Resultaten zu gelangen.

Ebenso wie für Menschen- und Tierseuchen, gelten auch bei den Bakterienkrankheiten der Pflanzen die HENLE'schen Postulate, deren Nichtberücksichtigung immer wieder Arbeiten ohne einwandsfreie Ergebnisse mit sich bringt. Ich habe bereits früher auf die einzig mögliche Methode bei der Untersuchung von Pflanzenkrankheiten, bei denen man Bakterien als Erreger vermutet, hingewiesen (19), es sind

aber seit der Zeit viele neue, oft sehr zweifelhafte Bakterienkrankheiten der Pflanzen beschrieben worden, so daß dieses Gebiet der Bakteriologie gegenwärtig zu den verworrensten und wissenschaftlich am wenigsten durchgearbeiteten gehört. Selbst die Arten, welche bei solchen Krankheiten als Erreger angesprochen wurden, sind oft gar nicht, oft nur sehr unvollkommen beschrieben worden. Es ist deshalb nötig, wenigstens bei den wichtigsten Pflanzenkrankheiten, die durch Bakterien verursacht werden sollen, genau zu prüfen, wie weit diese Annahme nach den vorhandenen Untersuchungen berechtigt ist. Eine solche eingehendere Betrachtung, wie ich sie im folgenden [1]) zu geben beabsichtige, ist schon deswegen nötig, weil den Pflanzenpathologen nicht entfernt der riesige wissenschaftliche Apparat der Mediziner zu Gebote steht und die dabei in Frage kommenden Bakterien auch schon deshalb oft nicht so gut beschrieben werden konnten, wie die für Menschen und Tiere pathogenen Arten, weil thatsächlich die zu diesen Untersuchungen nötige Ausrüstung, wenigstens früher, selten zur Hand war. Auch schon deshalb müssen die Krankheiten der Pflanzen hier besprochen werden, weil eben dieser unvollkommenen Beschreibung wegen die betreffenden Bakterien im systematischen Teil oft nicht aufgenommen werden konnten.

Die Sereh-Krankheit des Zuckerrohres. Eine der gefürchtetsten Krankheiten des Zuckerrohres auf Java, die Sereh-Krankheit, scheint nach den neuesten Untersuchungen ebenfalls durch Bakterien veranlaßt zu werden. Janse (11), der diese Krankheit zuerst genauer untersuchte, kam zu merkwürdigen und sehr wenig wahrscheinlichen Ergebnissen. Er fand bei seinen Untersuchungen zwei Bakterienarten, welche aber nicht etwa nur in den kranken Zuckerrohrpflanzen, sondern auch in allen untersuchten Stücken von gesundem Zuckerrohr vorhanden waren. Diese beiden Organismen, Bacillus sacchari und Bacillus glagae, sieht er als regelmäßige Bewohner von gesundem oder krankem Zuckerrohr an. Sie sollen aber auch gleichzeitig, namentlich die erstere Art, als Erreger der Sereh-Krankheit fungieren. Janse stellt sich das so vor, daß der sonst unschuldige Organismus unter besonderen Verhältnissen parasitäre Eigenschaften erlangt, und spricht von virulenten und avirulenten Formen. Auch Krüger (14) und Beneke (2) sind der Ansicht, daß die Krankheit durch Bakterien veranlaßt wird, während Tschirch (38) glaubt, daß es zwar eine parasitäre, aber keine Bakterienkrankheit ist. Jedenfalls ist die Aetiologie dieser Krankheit auch bis heute noch nicht vollkommen aufgeklärt.

Weißer Schleimfluß der Bäume. Ludwig [2]), dem wir die genauere Kenntnis dieser Krankheit verdanken, fand sehr häufig eine eigentümliche Alkoholgärung an Eichen, welche sich unter der Rinde entwickelte und sich durch einen Geruch nach Bier, später durch den Ausbruch eines weißen Schaumes charakterisierte. In noch späteren

1) Unter teilweise wörtlicher Benutzung meiner citierten, an einer allerdings wenig zugänglichen Stelle erschienenen Arbeit.

2) Unter den zahlreichen Arbeiten Ludwig's seien hier diejenigen im Centralbl. f. Bakteriol. Bd. X (1891), p. 10, Bd. XVI (1894), p. 58 und 905, und II. Abt. Bd. II (1896), p. 337, Deutsche bot. Monatsschr. Bd. VIII (1890), No. 5 u. 6. und sein Lehrbuch der niederen Kryptogamen (1892)hervorgehoben.

Stadien tritt an Stelle des weißen Schaumes ein mehr schleimiger Erguß, so daß man von einem Gärungsschaum und einem Schleimfluß reden kann. Nach LUDWIG's Angaben finden sich im Gärungsschaum stets ein Hyphenpilz, Endomyces Magnusii, und eine Hefenart, Saccharomyces Ludwigii HANSEN, im Gärungsschleim, d. h. Schleimfluß, hauptsächlich Leuconostoc Lagerheimii neben den Resten der vorigen Organismen. Zu Anfang der Krankheit tritt also der Leuconostoc nicht auf, woraus folgt, daß er nicht der Urheber der Krankheit sein kann, sondern daß dieser letztere vielmehr in den beiden ersteren Organismen zu suchen ist. Leuconostoc tritt vielmehr erst in dem Schleimfluß auf, und wir haben nun die Frage aufzuwerfen: Ist der weiße Schleimfluß der Eichen eine neue Krankheit, von der Alkoholgärung verschieden, oder nur ein Folgezustand der letzteren? Im ersteren Falle würde man die Möglichkeit, daß der Schleimfluß durch den Leuconostoc hervorgerufen wird, nicht bestreiten können, obgleich natürlich auch hier erst eingehendere Untersuchungen die Aetiologie der Krankheit aufklären müßten. Im zweiten Falle wäre natürlich Leuconostoc als Krankheitserreger auszuschließen und etwa nur als ein harmloser Saprophyt anzusehen, der es sich an dem durch die Parasiten gedeckten Tisch schmecken läßt.

Wir sind aber nach den zur Zeit vorliegenden Angaben nicht imstande, die Frage zu entscheiden. Allerdings wird dadurch, daß in dem Leuconostoc-haltigen Schleimfluß stets auch Elemente des Saccharomyces und Endomyces auftreten, sehr wahrscheinlich, daß der Leuconostoc an sich keine neue Krankheit herbeizuführen imstande ist. Er muß vielmehr von den Abfällen jener leben, er kann vielleicht sogar die durch den Endomyces resp. Saccharomyces angegriffene Pflanze noch weiter schädigen und zersetzen. Es ist dies eine ganz allgemein verbreitete Erscheinung, daß über einen kränklichen Organismus andere sonst ganz harmlose herfallen und ihn selbst vernichten helfen, ohne daß man sie deshalb als Krankheitserreger bezeichnen dürfte. Deshalb ist der Leuconostoc unzweifelhaft nicht der eigentliche Erreger des Schleimflusses, wenn dieser nur im Gefolge der Alkoholgärung aufzutreten pflegt, wie es den Anschein hat, sondern er bildet höchstens eine Komplikation des ursprünglichen Krankheitsfalles.

Die näheren Beziehungen der einzelnen Organismen zu einander müssen bei dieser Krankheit überhaupt noch genauer untersucht werden, denn das Wort Symbiose, welches zur Bezeichnung derselben gebraucht wurde, ist leider mit der Zeit ein so vieldeutiges geworden, daß es für die Präcisierung solcher Verhältnisse nicht mehr ausreicht. Jedenfalls sind wir weit entfernt davon, behaupten zu können, daß der weiße Schleimfluß der Eichen eine Bakterienkrankheit sei, ja es ist nach LUDWIG's Angaben viel wahrscheinlicher, daß es sich um eine echte Pilzkrankheit handle, welche durch einen Endomyces hervorgerufen wird, während sich der Leuconostoc und vielleicht auch der Saccharomyces mehr passiv beteiligen und nur eigentümliche, die Krankheit in der Regel begleitende, auffallende Erscheinungen veranlassen.

Brauner und schwarzer Schleimfluß der Bäume. Diese zuerst von LUDWIG beschriebene Krankheit tritt vorzugsweise an Apfelbäumen auf. Ob der Schleimfluß der Kastanien, den LUDWIG in derselben Arbeit beschreibt, mit dem ersteren identisch ist, läßt

sich nicht erkennen und wird auch vom Autor selbst als unentschieden hingestellt. Nach LUDWIG hat der braune Schleimfluß im Holze seinen Sitz, doch wird auch die Rinde vollständig zerstört. Der Schleim ist von gelb- bis rostbrauner Farbe und hat einen Bakteriengeruch, welchen er freier Buttersäure verdankt. Auch bei diesem Schleimfluß soll Symbiose eines Endomyces-artigen Pilzes von ähnlicher Mycelverzweigung und Sporenabgliederung wie Endomyces Magnusii mit Bakterien bestehen, denen die Hauptrolle bei der Zersetzung des Holzes zugeschrieben wind. Welcher Art die in dem Schleimfluß vorkommenden Bakterien seien, wird überhaupt gar nicht angegeben.

Sind wir nun nach dem Mitgeteilten imstande, diesen Schleimfluß als eine Bakterienkrankheit anzusehen? Wir wissen nicht, sind es Mikrokokken, Bacillen oder Spirillen, die in dem Schleime vorkommen, wir wissen ferner nicht, ob nur eine oder mehrere oder gar zahlreiche Arten in dem Schleime leben, und im letzteren Falle, welche von denselben als Erreger angesprochen werden kann. Ein Kulturversuch, ein Uebertragungsversuch ist nicht angegeben. In dem Schleime kommen noch andere Organismen vor, Hyphomyceten, welche für eine krankheitserregende Rolle mindestens ebenso geeignet erscheinen wie die Bakterien. Die letzteren können hiernach ebenso gut harmlose Saprophyten sein, die sich nur von dem Schleim nähren, der durch irgend einen Krankheitsprozeß ausgeschieden wird, oder vielleicht auch aus den dünneren, der kranken Stelle entfließenden Säften erst Schleim produzieren. Für ihre pathogene Natur ist auch nicht der Schatten eines Beweises vorhanden.

In einer weiteren Mitteilung bringt LUDWIG sehr interessante weitere Angaben über die in Rede stehenden Krankheiten. Wir finden hier die Erwähnung, daß der braune Schleimfluß durch Micrococcus dendroporthos LUDWIG bewirkt wird. Aber so interessant und wichtig diese Beiträge LUDWIG's zur Kenntnis unserer Baumkrankheiten sind, wir finden in ihnen nirgends einen Beweis für die Annahme, daß die Bakterien die Erreger des Schleimflusses seien. Auch in seiner umfassenden Bearbeitung der niederen Kryptogamen (Stuttgart 1892) findet sich kein neues Material bezüglich dieser Krankheit.

Nach dem Mitgeteilten sind wir weit entfernt, Bakterien als die Ursache dieses Schleimflusses mit einiger Sicherheit ansprechen zu dürfen, man muß denselben vielmehr zu den sehr zweifelhaften bakteriellen Krankheiten rechnen. Denn die Vermutung allein, daß Bakterien die Ursache einer Krankheit seien, giebt doch nicht die Gewähr dafür, daß sie es auch wirklich sind.

Aehnlich verhält es sich nun mit den übrigen beobachteten Schleimflüssen, deren eine ganze Anzahl bekannt geworden sind. Oft hat man Bakterien dafür verantwortlich gemacht, ohne daß eine mikroskopische Untersuchung des Schleimes erfolgt wäre. Zu diesen letzteren Schleimflüssen ist auch der von LUDWIG beschriebene „schwarze Schleimfluß" zu rechnen, welcher hauptsächlich an Buchen auftritt. Schon die große Zahl der dabei auftretenden, höchst heterogenen Organismen läßt eine besondere Vorsicht geboten erscheinen. In dem einen Falle wurde der Schleimfluß von LAGERHEIM mikroskopisch untersucht und nur Bakterien, keine Hyphenpilze gefunden, aber daneben auch Algen (?). Nähere Angaben über die betreffenden Bakterien fehlen jedoch auch hier.

Es würde zu weit führen, jede einzelne Angabe über Schleimfluß

anzuführen, da es thatsächlich nicht einen einzigen Fall giebt, wo auch nur der Versuch gemacht wäre, den Beweis für die Erregung dieser Krankheit durch Bakterien zu erbringen. Was wir bis jetzt davon wissen und durch die dankenswerten und interessanten Angaben LUDWIG's über den Schleimfluß erfahren haben, ist weiter nichts als ein Material für die Geschichte dieser Krankheit, das ein dieses Gebiet bearbeitender Forscher für die Aetiologie nicht einmal besonders verwenden kann.

Fäulnis der Schwarzpappel. In einer faulen Schwarzpappel wurde von SOROKIN (36) eine zähe, weiße Flüssigkeit gefunden, die von einem Spirillum vollständig erfüllt war. Irgend ein Zusammenhang mit der Fäulnis wurde nicht konstatiert, und SOROKIN sagt selbst, daß die Flüssigkeit „ihren Ursprung dem in Fäulnis übergegangenen Regenwasser verdankte". Es ist somit irgend ein Anhaltspunkt dafür, daß es sich hier um eine Bakterienkrankheit handle, überhaupt nicht vorhanden und von SOROKIN selbst auch gar nicht in Frage gezogen worden, doch scheint die Erwähnung hier deshalb geboten, weil LUDWIG in seinen niederen Kryptogamen diesen Befund p. 92 unter dem Kap.: Die Bakterien als Urheber von Pflanzenkrankheiten bringt.

Der Hirsebrand. Die Zuckerhirse, Sorghum saccharatum, ist in Amerika einer als Sorghum blight bezeichneten Krankheit ausgesetzt, die sich durch die Bildung rötlicher oder schwärzlicher Flecke an den Blättern und später auch an den Wurzeln zu erkennen giebt. Durch verschiedene Arbeiten BURRILL's (4) und KELLERMANN's und SWINGLE's (12) wurde ein Bacillus, Bacillus sorghi, als Erreger der Krankheit nachgewiesen. Die Kultur des Bacillus gelang auf künstlichen Nährböden, und ebenso konnten gesunde Pflanzen mit Material aus den Reinkulturen infiziert werden. Wenigstens brach bei dem größten Teile der geimpften Pflanzen die Krankheit aus. Nach den im großen und ganzen einwandsfreien Untersuchungen der Verfasser ist „Sorghum blight" als eine zweifellose Bakterienkrankheit zu betrachten.

Bakterienkrankheit des Mais. Von BURRILL wurde eine Krankheit beim Maiskorn in Amerika gefunden, die er ebenfalls auf Bakterien zurückführt (3). Es erkranken nur junge Pflanzen, und das Auftreten der Krankheit macht sich ebenso wie bei Sorghum blight durch dunkle, schleimige Flecken an den Pflanzen bemerkbar. Diese werden gleichzeit gelb und welk und sterben schließlich ab. Die Aetiologie ist jedoch nicht völlig sichergestellt, denn die beweisenden Impfversuche fehlen, wenn es BURRILL auch gelang, das betreffende Bacterium (Bacterium secales) zu isolieren.

Pear blight und Apple blight. In Amerika herrscht, vielleicht schon seit dem Ende des vorigen Jahrhunderts bekannt, unter dem Namen „Pear blight" und „Apple blight" eine Krankheit, zu deren Symptomen ebenfalls ein Schleimfluß gehört. Durch BURRILL's und ARTHUR's Untersuchungen kann man die Aetiologie dieser Krankheit als aufgeklärt betrachten. In dem schwarzbraunen Sekrete finden sich nach den genannten Forschern regelmäßig Mikrokokken, die sich jedoch nach meinen Kulturen, die ich aus Amerika erhalten habe, durchweg als Stäbchen erwiesen. Sie lassen sich leicht isolieren und fortzüchten. Auf Birnen- und Apfelbäume verimpft, erzeugen sie dort Pear blight oder Apple blight. Die betreffenden Organismen

sind morphologisch und biologisch genauer untersucht und die angewendeten Methoden, namentlich der Beweis der Infektiosität des Micrococcus amylovorus BURRILL, lassen wesentliche Einwände nicht zu. Deshalb sind Pear blight und Apple blight als eine durch den Micrococcus amylovorus verursachte Bakterienkrankheit aufzufassen.

Rotfärbung der Weizenkörner. Die eigentümliche Rotfärbung der Weizenkörner, welche zuweilen in epidemischer Verbreitung auftritt, soll nach PRILLIEUX (22) ihren Grund in einer Invasion von Mikrokokken haben, welche von der Furche aus in das Weizenkorn einwandern. Außer der Beobachtung von Mikrokokken in solchen erkrankten Weizenkörnern erfahren wir nichts über die Aetiologie der Krankheit, weder Reinkulturen noch Impfversuche mit solchen werden erwähnt, sodaß wir hier durchaus nicht irgend einen Beweis für eine Bakterienkrankheit besitzen.

Krankheit von Kartoffeln und Pelargonien. In Frankreich wurden in Kartoffeln und Pelargonien, deren Stengel schwarz wurden und anfaulten, von PRILLIEUX und DELACROIX (23), in Amerika von GALLOWAY an Geranien massenhaft Bakterien in der faulen Masse gefunden und als Erreger angesprochen. Durch die Ueberimpfung dieser Masse läßt sich die Krankheit leicht auf gesunde Pflanzen übertragen. Der Erreger wurde von den Autoren Bacillus caulivorus genannt. Später fanden PRILLIEUX und DELACROIX (24) denselben Organismus auch bei anderen Pflanzen, so bei Clematis und Begonia. Auch bei kranken Weintrauben, in den kranken Stielen von Cyclamen persicum fanden sie ähnliche Bakterien, die sie als Krankheitserreger ansprachen, ebenso bei erkrankten Tomaten. Versuche mit Reinkulturen wurden nicht angestellt, weshalb der Beweis dafür, daß eine Bakterienkrankheit vorliegt, nicht als erbracht angesehen werden kann. Uebrigens will ich beifügen, daß ich eine ganz ähnliche Krankheit an Bohnen, die in Töpfen unter Glasglocken gezogen worden waren, im Frühjahr 1889 zu beobachten Gelegenheit hatte. Aus den schwarzen faulen Stellen der Stengel entnahm ich eine breiige Masse, die massenhaft eine Bakterienart enthielt, die auf Plattenkulturen fast ausschließlich auskeimte. Aber Infektionen mit diesem Bacterium gelangen in keiner Weise. Es beweist dies, daß auch ein massenhaftes Vorkommen einer bestimmten Bakterienspecies nahezu in Reinkultur in erkrankten Pflanzenteilen noch lange keine Gewähr dafür giebt, daß diese Bakterienart auch der Urheber der Krankheit sein müsse.

Die Mosaikkrankheit des Tabaks. Die Krankheit, welche namentlich in einigen Gegenden der Niederlande auftritt, äußert sich in folgender Weise: Mitte Juni etwa erscheint auf den Blättern der jungen, gut angegangenen Tabakpflanzen eine mosaikartige Zeichnung, welche dadurch hervorgerufen wird, daß einzelne Partien auf den Blättern dunkler, andere heller grün werden. Die letzteren bleiben auch dünn und sterben schließlich ab, die Blätter kräuseln sich, geben einen geringen Ertrag, haben schlechten Brand und sind wegen der Kräuselung zur Verarbeitung nicht zu verwenden.

AD. MAYER (Ueber die Mosaikkrankheit des Tabaks, Versuchsstationen 1886 Bd. XXXII H. 6 p. 451) kommt nun infolge seiner Untersuchungen zu dem Schluß, daß es sich hier um eine Bakterienkrankheit handle. Er gründet seine Behauptung auf folgendes: Der Saft der befallenen Pflanzen ist ein sicherer Infektionsstoff für ge-

sunde. Zerreibt man ein krankes Blatt mit wenig Wasser und impft hiervon dickere Blattnerven eines älteren Blattes, so tritt nach 10—12 Tagen an dieser Pflanze die Krankheit auf. Aber befremdlich erscheint es, daß die Krankheit nicht an dem geimpften Blatt erscheint, sondern nur an den jungen Blättern. Wurde der Saft durch eine einfache Lage von Fließpapier filtriert, so verlor er seine Virulenz nicht. Er verlor sie dagegen, wenn er durch mehrfache Lagen von Fließpapier filtriert oder mehrere Stunden auf 80° erhitzt oder mit absolutem Alkohol behandelt wurde. Daraus schließt AD. MAYER, daß es ein geformtes Ferment sein müsse, welches die Ansteckung bewirke. Pilzsporen seien zu groß, um selbst durch eine einfache Lage von Filtrierpapier durchzugehen, also müssen es Bakterien sein. Die Bakterien, die aus dem Tabakssaft isoliert wurden, ergaben allerdings ein negatives Resultat bei der Verimpfung.

Daß nach der betreffenden Arbeit MAYER's eine Anzahl Erkrankungsursachen, wie Nematoden, Ernährungskrankheiten etc. als ausgeschlossen zu bezeichnen sind, kommt hier nicht in Frage. Wenn man aber selbst die Infektionsfähigkeit des Tabakssaftes kranker Pflanzen auf Grund seiner Arbeit als erwiesen ansieht, so folgt aus den angeführten Ursachen noch lange nicht, daß der Ansteckungsstoff aus Bakterien bestehen müsse. Der Ansteckungsstoff ist eben noch unbekannt, und die bakteriologischen Versuche haben sogar zu einem negativen Resultate geführt. Es ist möglich oder sogar wahrscheinlich, daß der Ansteckungsstoff der Mosaikkrankheit auf lebende Wesen zurückzuführen ist, aber es ist eine mißliche Sache, Behauptungen über ihre Natur aufzustellen, solange man sie nicht kennt. Es giebt also keinerlei Anhaltspunkte dafür, die Mosaikkrankheit des Tabaks als durch Bakterien veranlaßt anzusehen, man wird dies im Gegenteil nach dem wenigen Material, was darüber vorhanden ist, als unwahrscheinlich bezeichnen müssen.

Eine Krankheit des Zuckerrohres wurde neuerdings von COBB (5) als Bakterienkrankheit, verursacht durch den Bacillus vascularum COBB, angesprochen. Nach der Beschreibung sind seine Methoden bei der Untersuchung der Krankheit einwandsfrei, und wir müssen diese in Australien auftretende Gummosis als echte Bakterienkrankheit auffassen. Indessen, auch hier würden weitere Untersuchungen zur Bestätigung sehr erwünscht sein.

Die Gummosis. Diese Krankheit, welche sich vorzugsweise durch die Ausscheidung von Gummi charakterisiert, kommt bei sehr verschiedenen Pflanzen und in sehr verschiedenen Formen vor. Sie wird deshalb auch, wie man von vornherein annehmen kann, auf verschiedene Ursachen zurückzuführen sein. Für einen Teil dieser Krankheitsformen, die man unter dem gemeinsamen Namen Gummosis zusammenfaßt, sind verschiedene echte Pilze als Krankheitserreger erkannt worden, für einen anderen Teil werden Bakterien verantwortlich gemacht. Die in Betracht kommenden Formen der Gummosis sollen zusammen kurz besprochen werden, da sich die Verhältnisse bei allen sehr ähnlich gestalten und die Ergebnisse in bakteriologischer Beziehung überall dieselben sind.

Es sind solche Gummosen gefunden worden bei Oliven und Maulbeerbäumen, bei verschiedenen Gemüsearten, wie Kohl, Blumenkohl, Bohnen, Mohrrüben, Tomaten, Kartoffeln und auch bei Baumwollstauden, beim Wein und bei Feigenbäumen. Ueberall soll nach

Comes (7, 8) das Bacterium gummis die Ursache sein. Es finden sich nämlich in dem erkrankten Parenchym braune Massen, welche zahlreiche Bakterien enthalten. Daraufhin wird nun die Behauptung aufgestellt, diese Bakterien seien die Ursache der Krankheit. Von einer Reinkultur und einer nach allen Regeln der bakteriologischen Methodik ausgeführten Uebertragung von Reinkulturenmaterial auf gesunde Pflanzen zum Zwecke des Nachweises der Infektiosität der Bakterien ist aber nirgends die Rede. Auch fehlt jeder wissenschaftliche Versuch, die Identität der bei der Gummose der verschiedenen Pflanzen auftretenden Bakterien nachzuweisen.

Hier wie bei vielen anderen Bakterienkrankheiten fehlt eben jede Spur eines Beweises für die aufgestellte Behauptung, und bis auf weiteres ist auch das Bacterium gummis als ein sehr zweifelhafter Parasit zu betrachten. Ein Eingehen auf die einzelnen hierauf bezüglichen Abhandlungen würde zu weit führen und überflüssig sein, da sie ebenfalls keinerlei weiteres Beweismaterial beibringen. Hingewiesen mag noch darauf werden, daß bezüglich des Mal nero auch schon von anderen diese Krankheit beobachtenden Forschern, von Cugini, Pirotta und anderen, Irrtümer in den Untersuchungen von Comes nachgewiesen wurden und daß überhaupt die von Comes als Gummifluß bezeichneten Krankheiten verschiedener Pflanzen nicht dürften zusammengeworfen werden. Namentlich soll Mal nero keine Gummosis sein.

Neuerdings wird das Vorhandensein einer dem Mal nero entsprechenden bacillären Gummosis der Weinstöcke besonders von Prillieux und Delacroix (25) behauptet, jedoch sofort von Maugin (16—18) mit gewichtigen Gründen bestritten. Besonders aber zeigte Ráthay (27), daß das, was Prillienx und Delacroix als Symptome der „gommose bacillaire" bezeichneten, ein ganz normaler Proceß sei, der nach jeder Verwundung des Rebholzes eintritt, und daß Bakterien in dem bei der Wundheilung produzierten Gummi fehlten. Wenn sie ausnahmsweise vorkommen, dürften sie also jedenfalls sehr harmloser Natur sein, und von einer bacillären Gummose kann nicht mehr gut geredet werden.

Sorauer (35), der überhaupt den Bakterien hinsichtlich der Pflanzenkrankheiten sehr viel Böses nachsagt, scheint ihnen auch eine Gummosis der Zuckerrüben zuschreiben zu wollen, obgleich es etwas schwierig ist, den wahren Sinn seiner Meinung zu erfassen. Denn er kleidet dieselbe vorsichtig in das heilige Gewand einer gelehrten Phrase, so daß profane Blicke nicht durchzudringen vermögen. Es ist nämlich eine Konstitutionskrankheit der Zuckerrübe, welche sich unter Auftreten von Bakterien zeigt. Versuche fehlen.

Die Gallenkrankheit der Oliven. Die längst bekannten Gallen an den Olivenbäumen sind, wie es scheint, thatsächlich auf Bakterien zurückzuführen. Savastano (31) und Prillieux (21) fanden die Anschwellungen massenhaft mit Bakterien erfüllt, erbrachten jedoch anfangs keinerlei Beweis durch Reinzüchtung und erfolgreiche Uebertragung von Reinkulturen. Erst in einer späteren Arbeit teilt Savastano (32) seine Versuche mit, nach denen es ihm gelang, den Erreger zu isolieren und durch Uebertragung von Reinkulturen auf Oliven die Krankheit zu erzeugen. Ich selbst fand in älteren Knoten, die mir Herr Professor Dr. Klein aus Italien mitbrachte, ebenfalls massenhaft Bakterien, die jedoch augenscheinlich schon abgestorben

waren, da eine Weiterzüchtung derselben in keiner Weise gelingen wollte. Nach der Lagerung der Bakterien in den Zellen und nach ihrem massenhaften Auftreten erscheint es auch mir ziemlich sicher, daß sie als Erreger der Krankheit angesprochen werden können, doch würden immerhin weitere Untersuchungen sehr wünschenswert sein.

Die Gallenkrankheit der Aleppokiefer. Sie hat mit der vorigen sehr viel Aehnlichkeit und wird von VUILLEMIN (39) und PRILLIEUX (21) ebenfalls auf Bakterien zurückgeführt. Indessen fehlen bisher Uebertragungsversuche mit Reinkulturen, so daß der Beweis für die Bakteriennatur der Erreger noch nicht erbracht ist.

Die Naßfäule der Kartoffeln. Die Krankheit ist schon lange bekannt und bereits im Jahre 1830 von KÜHN beobachtet worden, indessen hielt man sie allgemein für eine mit in den Entwickelungsgang von Phytophthora infestans gehörige Erscheinung. Erst 1879 veröffentlichten REINKE und BERTHOLD (28) eine Arbeit, wonach die Naßfäule durch Bakterien hervorgerufen werden sollte. Ihnen schlossen sich VAN TIEGHEM (37) und SORAUER (34) an. Alle waren der Ansicht, daß es sich um den Bacillus amylobacter (= Clostridium butyricum PRAZM. = Bacillus butyricus DE BARY) handle. Indessen hat keiner dieser Forscher mit Reinkulturen Infektionsversuche gemacht und ebensowenig die Versuchskartoffeln selbst sterilisiert. Diese Arbeiten können deshalb nur noch einen historischen Wert beanspruchen, zumal da neuerdings eine Arbeit von KRAMER (13) in völlig einwandsfreier Weise die Aetiologie dieser Krankheit aufklärt.

Die Naßfäule ist danach eine Infektionskrankheit der Kartoffelknollen, welche durch Bakterien hervorgerufen wird. Diese Bakterien sind nicht identisch mit dem Bacillus amylobacter, denn sie sind im Gegensatz zu diesem aërob. Sie lassen sich auf künstlichen Nährböden züchten und von diesen Kulturen aus auf gesunde, sterilisierte Kartoffeln übertragen, in denen sie die Naßfäule hervorrufen.

Gegen die Methode der Untersuchungen läßt sich nichts einwenden, sie sind nach allen Regeln der Bakteriologie ausgeführt, und in dieser Beziehung sind jedenfalls auch die Resultate unanfechtbar. Wir haben hier alle Forderungen erfüllt, die wir stellen müssen, um Bakterien als Krankheitserreger bezeichnen zu können. Die Naßfäule der Kartoffelknollen ist also sicher eine durch Bakterien veranlaßte Pflanzenkrankheit.

Die übrigen Punkte der interessanten KRAMER'schen Arbeit gehören nicht hierher; ich möchte jedoch darauf hinweisen, daß unter Naßfäule der Kartoffeln möglicherweise verschiedene Krankheiten verstanden werden, die sich, wenn man den Ausdruck hier brauchen will, in ihrem klinischen Bilde sehr ähnlich sind. Ich habe selbst derartige Kartoffelkrankheiten in Oberschlesien erlebt, die wohl nicht ganz auf dieselbe Ursache zurückzuführen sind. Das eine Mal glich die Krankheit dem von KRAMER entworfenen Bilde, indem die Kartoffeln unter einer ziemlich gut erhaltenen Schale in eine breiige, gelbliche Masse aufgelöst waren. Das andere Mal wurde die Kartoffel mehr schwarz, und die Schale zerfiel sehr rasch. Dies macht mir wahrscheinlich, daß unter „Naßfäule" vielleicht zwei oder mehr verschiedene Krankheiten der Kartoffelknolle zusammengefaßt werden, welche auf verschiedene Ursachen, vielleicht alle auf Bakterien, aber auf verschiedene Arten zurückzuführen sind. Es ist deshalb die von

den obengenannten Autoren ausgesprochene Ansicht, daß der Bacillus amylobacter an der Naßfäule der Kartoffeln beteiligt sei, nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen.

Roze (29) beschreibt zwei Bakterienarten, Micrococcus nuclei und M. imperatoris, welche ebenfalls Krankheiten an Kartoffelknollen, und zwar letztere Art nur an Richter's Imperatorkartoffeln, erzeugen sollen. Indessen ist die Beweisführung eine so mangelhafte, daß es sich ebenfalls um harmlose Saprophyten handeln kann. Die Impfversuche mit Reinkulturen sind bei der befolgten Methode ohne jeden Wert.

Rotz der Hyacinthen und andere Rotzkrankheiten von Kulturgewächsen. Von Heinz[1]) wurde eine Krankheit der Hyacinthen beschrieben, als deren Erreger er ein Bacterium nachweisen konnte. Die Krankheit charakterisierte sich dadurch, daß die befallenen Pflanzen in ihrem Wachstum zurückblieben, die Spitzen der Blätter gelb wurden, einschrumpften und verdorrten. Später bildete sich unter Fäulniserscheinungen ein übelriechender Schleim namentlich an den Inflorescenzachsen, dann auch an den befallenen Blättern und Zwiebelschuppen. Nach 2 bis 3 Tagen waren die Zwiebeln gänzlich erweicht. In dem Schleime fand sich nur eine einzige Bakterienart in ungeheurer Menge, deren Reinzüchtung leicht gelangen. Von den Reinkulturen aus gelangen Uebertragungen der Krankheit vollkommen.

Bei dieser Bakterienkrankheit ist der Beweis erbracht, daß die Urheber wirklich Bakterien sind, denn die gelungenen Uebertragungen der Krankheit aus Reinkulturen schließen jeden Zweifel aus. Auch gegen die Methoden der Untersuchungen lassen sich Einwände nicht erheben.

Nach den Angaben von Heinz handelt es sich wohl zweifellos um eine andere Krankheit als die schon früher von Wakker[2]) beschriebene gelbe Krankheit. Diese gelbe Krankheit oder der gelbe Rotz unterscheidet sich schon äußerlich dadurch, daß auf den befallenen Blättern gelbe Linien erscheinen, was auf eine teilweise oder völlige Umwandlung des Xylems in den Gefäßbündeln zurückzuführen ist. Dieselbe Umwandlung geht auch in den Zwiebelschuppen, auch hier wieder namentlich im Xylem vor sich und besteht der Hauptsache nach darin, daß sich ein sehr stark bakterienhaltiger Schleim dort entwickelt. Auch die gefundenen Bakterien, die mit Bacterium Termo große Aehnlichkeit besaßen, waren von den bei der Heinzschen Rotzkrankheit gefundenen, verhältnismäßig großen, ganz verschieden. Leider fehlen Angaben über Kultur und Uebertragungsversuche, so daß dieser sogenannte gelbe Rotz der Hyacinthen vorläufig ebenfalls noch zu den zweifelhaften Bakterienkrankheiten zu zählen ist.

Eine noch zweifelhaftere Bakterienkrankheit ist von Sorauer als weißer Rotz mit dem gelben Rotz als identisch angesehen worden (34). Nach ihm finden sich Kugel- und Stäbchenformen, außerdem ein Pilz Hypomyces Hyacinthi, der aber nach seiner Ansicht nicht als der Erreger der Krankheit zu betrachten ist. Dem Clostridium butyricum scheint er die Hauptrolle beizumessen. Alle diese Behauptungen

1) Centralbl. f. Bakt. Bd. V p. 535.
2) Bot. Centralbl. Bd. XIV p. 315.

sind durch beweisende Versuche in keiner Weise unterstützt, und wir müssen zunächst nicht nur die Identität der von SORAUER beschriebenen Rotzkrankheit mit den übrigen von HEINZ und WAKKER beschriebenen als unwahrscheinlich hinstellen, sondern auch ihre Aetiologie als völlig unaufgeklärt bezeichnen.

Dasselbe gilt von dem Rotz der Speisezwiebeln, den SORAUER (l. c.) beschreibt. Die Bakterien dieser Krankheit sollen sogar nach den verschiedenen Umständen verschieden (!) sein, was natürlich sofort die Einheitlichkeit der Krankheit ausschließt. Es soll aber auch diese Krankheit identisch sein mit dem Rotz der Kartoffeln und es ist SORAUER gelungen, gesunde Zwiebeln mit rotzigen Kartoffeln zu infizieren und bei ihnen Rotz zu erzeugen. Solange man aber nicht mit Reinkulturen operiert, haben derartige Versuche selbstverständlich gar keinen Wert. Denn bei der großen allgemeinen Verbreitung von Bakterien und Pilzen können alle möglichen Arten an und in den zur Ansteckung verwendeten Kartoffeln gewesen sein, zumal da selbst eine befriedigende mikroskopische Analyse fehlt. Was da alles zusammengehört und was zu trennen ist, läßt sich bei diesen Rotzkrankheiten zunächst überhaupt gar nicht übersehen; jedenfalls sind sie in Bezug auf ihren bakteriologischen Ursprung sehr zweifelhafter Natur. Eine nach den Regeln der bakteriologischen Technik angestellte Untersuchung müßte da sehr bald Aufschluß schaffen, aber die bakteriologischen Methoden, so einfach und so ausgebildet sie sind, sind überhaupt gar nicht in Anwendung gekommen.

Bacteriosis der Weintrauben. Nach CUGINI und MACCHIATI (6) kommt in Oberitalien eine Krankheit der Weintrauben vor, bei welcher die Beeren braun werden, vertrocknen und zerbrechlich werden, als Ursache dieser Krankheit sprechen sie einen Bacillus an, den sie rein kultiviert haben. Bis jetzt ist es noch als zweifelhaft zu betrachten, ob eine Bakterienkrankheit vorliegt oder nicht.

ARTHUR und BOLLEY (1) fanden bei erkrankten Gartennelken ein Bacterium, welches sie in Reinkultur erhielten und mit positivem Erfolg auf gesunde Nelken übertragen konnten. Die Krankheit äußert sich durch das Auftreten von gelben Flecken an den Blättern und Kümmern der Pflanze. Der Erreger, Bacterium Dianthi, wird wohl hauptsächlich durch Stiche der Blattläuse eingeführt.

SMITH (33) fand als Erreger einer bei Cucurbitaceen mit raschem Verwelken einhergehenden Krankheit einen Bacillus, Bacillus tracheiphilus, welchen er in Reinkultur erhielt und wiederholt erfolgreich auf gesunde Pflanzen überimpfte. Es kann somit kein Zweifel darüber bestehen, daß dieser Organismus der Erreger des Verwelkens von Cucurbitaceen ist.

Sehr wenig wahrscheinlich ist dagegen die Ansicht NOACK's (20), daß der Eschenkrebs durch Bakterien veranlaßt wird, obgleich auch SORAUER schon früher zu der gleichen Ueberzeugung gekommen war. In NOACK's Arbeit finden wir für diese Annahme keine weiteren Stützpunkte, als daß Bakterien in den Krebsstellen vorkommen; irgend welche Beweise fehlen vollständig. Das Gleiche gilt von LINDAU's (15) Epheukrebs. Auch hier fehlen alle Versuche, welche die Annahme, daß Bakterien als Erreger der Krankheit fungieren, stützen könnten, vollkommen, und es ist hier wie überall bei derartigen Erscheinungen nur zu natürlich, daß sich an kranken Stellen Bakterien einfinden. Es wäre im Gegenteil unnatürlich, wenn diese Organismen bei ihrer unge-

heuren Verbreitung sich nicht sofort überall entwickeln sollten, wo ihnen günstige Existenzbedingungen geboten sind.

Erwähnt mag noch werden, daß VUILLEMIN (40) auch bei einem Pilze, Tricholoma terreum, Bakterien als Ursache einer Deformation des Hutes nachgewiesen hat; doch scheinen dieselben nur in Verbindung mit einem parasitischem Pilze die rasche Zersetzung des Pilzes bewirken zu können.

Mit der vorstehenden Aufzählung ist die Reihe der Pflanzenkrankheiten, welche durch Bakterien hervorgerufen werden sollen, durchaus nicht erschöpft, aber sie genügt, um zu zeigen, in welcher Weise bisher dieses Gebiet behandelt worden ist und wie wenige von den vielen Arbeiten Ergebnisse geliefert haben, die etwas Kritik vertragen. Einige weitere Pflanzenkrankheiten, die durch Bakterien entstehen sollen, sind bei RUSSELL (30) erwähnt.

Im welcher Weise übrigens die Bakterien, welche parasitisch Pflanzen bewohnen, ihre schädigende Wirkung ausüben, ist durchaus unbekannt, wahrscheinlich handelt es sich dabei um ganz analoge Verhältnisse wie bei den tier-pathogenen Arten. Es sind wohl auch hier in erster Linie Gifte, welche von den Bakterien ausgeschieden werden und das pflanzliche Gewebe angreifen.

Litteratur.

1) **Arthur, J. C.**, *and* **Bolley, H. L.**, *Bacteriosis of Carnations, Agricult. Exper. Station of the Purdue University. Lafayette, Bull. Vol. VII No.* 59 (1896).
2) **Benecke, Fr.**, *De Bestrijding der onder den naam Sereh saagevatte ziekte verschijnselen van het Suikerriet, Samarang* 1891.
3) **Burrill**, *A bacterial disease of corn, University of Illinois Agric. Exper. Station, August* 1889, *Bull. No.* 6.
4) — — 8. *Rept. Soc. Prom. Ag. Sc.* 1887.
5) **Cobb, N. A.**, *Diseases of the sugar-cane, New South Wales Department of Agriculture, Sydney* 1893 *p.* 1.
6) **Cugini, G.** *et* **Macchiati, L.**, *La batteriosi dei grappoli della vite, Le Stazioni sperimentale italiane Vol. XX* 1891 *Fasc.* 6.
7) **Comes**, *Sul preteso tannino solido scoperto nella viti affette da mal nero,* 1882.
8) — — *Il mal nero o la gommosi nella vite, Atti del R. Ist. d'incoraggiamento alle sc. nat., econ. e tecn. Vol. VI No.* 10 1887.
9) **Daille, L.**, *Observations relatives à une note de M. M. Prillieux et Delacroix, Sur la gommose bacillaire des vignes, Compt. rend. T. CXIX p.* 751.
10) **Gruber** *in Münchener med. Wochenschr.* 1896 *No.* 9 *u* 13.
11) **Janse, J. M.**, *Het voorkomen van bakterien in suikerriet, Mededeelingen uit s' Lands plantentuin Bd. IX* 1891.
12) **Kellermann** *and* **Swingle**, *Sorghum blight, Report of Botan. Depart. of the Kansas State Agric. Coll.* 1888.
13) **Kramer, Ernst**, *Bakteriologische Untersuchungen über die Nassfäule der Kartoffelknollen, Oesterr. Landwirtsch. Centralbl. Bd. I* 1892 *Heft* 1.
14) **Krüger, W.**, *Vorläufige Mitteilungen über die Serehkrankheit des Zuckerrohrs (Rote, Bakteriosis), Berichte der Versuchsstation für Zuckerrohr in West-Java, Kergok-Tegal, Teil I* 1890.
15) **Lindau, G.**, *Der Epheubrebs, Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten* 1894 *Heft* 1.
16) **Mangin, L.**, *Sur la gommose de la vigne, Revue de Viticulture* 1895.
17) — — *Sur la pretendue „gommose bacillaire", Revue de viticulture* 1895.
18) — — *Sur la présence de thylles gommeuses dans la vigne, Compt. rend. T. CXIX p.* 514.
19) **Migula, W.**, *Kritische Uebersicht derjenigen Pflanzenkrankheiten, welche angeblich durch Bakterien verursacht werden, Mededeelingen van het Proefstation „Midden-Java" te Klaten, Semarang* 1892.

20) **Noack**, *Der Ephenkrebs, eine Bakterienkrankheit, Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten Bd. III* 1893 *p.* 193.
21) **Prillieux**, *Les tumeurs à bacilles des branches de l'ollivier et du Pin d'Alep., Revue générale de botanique* 1889.
22) — — *in Ann. de sc. nat. VI. Sér. Bot. T. VIII.*
23) — — *et* **Delacroix**, *La gangraine de la tige de la pomme de terre, maladie bacillaire, Compt. rend. T. CXI p.* 208.
24) — — — —, *Maladies bacillaires de divers végétaux, Compt. rend. T. CXVIII* 1894 *p.* 668.
25) — — — —, *La gommose bacillaire des vignes, Compt rend. T. CXVIII* 1894 *p.* 1430.
26) **Pfeiffer** *in Zeitschr. f. Hygiene Bd. XVI p.* 76, *Bd. XIX p.* 75, *Bd. XX p.* 198.
27) **Räthay**, E., *Ueber das Auftreten von Gummi in der Rebe und über die „Gommose bacillaire", Jahresber. der K. K. önologischen und pomologischen Lehranstalt in Klosterneuburg, Wien* 1896.
28) **Reinke und Berthold**, *Die Zersetzung der Kartoffel durch Pilze*, 1879.
29) **Roze**, E., *Sur des Bactériacées de la pomme de terre, Bull. de la Soc. mycol. de France* 1896 *p.* 55.
30) **Russell**, H. L., *Bacteria in their relation to the vegetable tissue*, 1892.
31) **Savastano**, *Tuberculosi, iperplasie et tumori dell' olivo, Ann. R. Scuola sup. Agric. Portici Vol. V* 1887 *Fasc* 4.
32) — — *Il bacillo della tubercolosi dell' olivo, Rendic. della R. Accademia dei Lincei, Roma* 1889 *p.* 92.
33) **Smith**, *Bacillus tracheiphilus sp. nov. die Ursache des Welkens verschiedener Cucurbitaceen, Centralbl. f. Bakt. II. Abt. Bd. I p.* 364.
34) **Sorauer**, *Handbuch der Pflanzenkrankheiten II. Aufl.* 1886.
35) — — *Die bakteriöse Gummosis der Zuckerrüben, Blätter für Zuckerrübenbau* 1894 *p.* 9.
36) **Sorokin**, *Eine neue Spirillumart, Centralbl. f. Bakt. Bd. I* 1887 *p.* 465.
37) **Van Tieghem** *in Bullet. Soc. bot. de France* 1884 *T. XXXI p.* 283.
38) **Tschirch**, A., *Ueber Sereh, die wichtigste aller Krankheiten des Zuckerrohrs in Java, Schweizer Wochenschr. f. Pharmazie* 1891 *No.* 6.
39) **Vuillemin**, *Sur une bactériocécidie ou tumeur bacillaire du Pin d'Alep, Compt. rend. de l'Acad. d. sc. d. Paris T. CVII* 1888.
40) — — *Sur une maladie myco-bactérienne du Tricholoma terreum, Compt. rend.* 1894 5. *Nov. p.* 811.

Kapitel 6. Anaërobiose.

Die Entdeckung, daß es Bakterien giebt, welche ohne freien Sauerstoff zu leben vermögen, verdanken wir PASTEUR (53), der einen anaëroben Erreger der Buttersäuregärung, den Vibrion butyrique, beobachtete. Es ist nicht wahrscheinlich, daß es sich bei diesem Organismus um eine einheitliche Art gehandelt hat, und wenn dies der Fall war, so ist es durchaus unmöglich, zu entscheiden, welche von den zahlreichen anaëroben Buttersäurebakterien PASTEUR vor sich gehabt hat. Aber die Bedeutung seiner Entdeckung lag auch auf einem ganz anderen Gebiete; welche Art diese Eigentümlichkeit zeigte, war ja zunächst gleichgiltig, aber die Thatsache an sich, daß es überhaupt Organismen gab, die ohne Sauerstoff zu leben vermochten, war eine so überraschende, allen bisherigen Erfahrungen zuwiderlaufende, daß er mit seiner Theorie, namentlich auch in Deutschland, auf sehr erhebliche Zweifel stieß. Auch heute noch wird vielfach bestritten, daß die Bakterien, die wir unter dem gemeinsamen Namen der Anaërobionten zusammenfassen, ohne freien Sauerstoff existieren können. Ob nun die Anaërobionten thatsächlich zu ihrem Gedeihen keinen Sauerstoff brauchen, oder ob ihnen eine so geringe Sauerstoffspannung genügt, daß sie sich dem Nachweis entzieht, oder schließlich, ob sie bei ihrer Gärthätigkeit aus chemischen Verbindungen

irgend welcher Art Sauerstoff frei machen und zur Atmung verwenden, das sind Fragen, die für die Physiologie dieser Organismen im höchsten Grade interessant sind, aber für die Systematik gar keine Bedeutung haben. Hier genügt die Thatsache, daß sich gewisse Bakterien auch bei Abschluß der atmosphärischen Luft zu entwickeln vermögen, was bisher bei keinerlei anderen Organismen beobachtet worden ist. Für viele Arten ist sogar der Abschluß des atmosphärischen Sauerstoffs durchaus zu ihrer Entwickelung notwendig, während andere sowohl bei Sauerstoffabschluß als -zutritt gedeihen, wonach man obligat und fakultativ anaërobe Arten unterscheidet.

Seit der Entdeckung PASTEUR's ist die Zahl der Anaërobionten nach und nach erheblich gestiegen. Er selbst fand noch einen weiteren bei der Zersetzung des weinsauren Kalkes beteiligten Organismus, und gelegentlich seiner Untersuchungen über den Milzbrand (54), den Vibrion septique, einen Bacillus, den wir heute mit ziemlicher Gewißheit als den Bacillus oedematis maligni ansprechen dürfen. Weitere Beobachtungen über Organismen der Buttersäuregärung wurden von TRÉCUL (75), VAN TIEGHEM (72, 73) und PRAZMOWSKI (60) gemacht. Der letztere giebt auch zugleich die erste gute Beschreibung einer morphologisch und entwickelungsgeschichtlich von ihm untersuchten Art, des Clostridium butyricum, welcher sich mit dem Vibrion butyrique PASTEUR, Bacillus Amylobacter VAN TIEGHEM, Urocephalum TRÉCUL decken soll. Ebenso zieht er REINKE und BERTHOLD's (61) Bacterium Navicula hierher.

Es mag von Interesse sein, einmal die bisher gefundenen obligat anaëroben Bakterien, die auch in systematischer Beziehung ein hohes Interesse besitzen, zusammenzustellen, wobei allerdings auf absolute Vollständigkeit der Liste nicht zu rechnen ist.

Von pathogenen Bakterien gehören hierher außer dem bereits erwähnten, von KOCH und GAFFKY näher untersuchten Bacillus oedematis maligni LIBORIUS nach der von NICOLAIER entdeckte, von KITASATO reingezüchtete Tetanusbacillus, der Bacillus des Rauschbrandes, der von BOLLINGER und FESER (11) entdeckt, ebenfalls von KITASATO genauer untersucht worden ist, ferner ein von NOVY (49) beschriebener neuer Bacillus des malignen Oedems, ein von KERRY (29) beschriebener pathogener Bacillus. Von ERNST (10), GOEBEL (18), FRAENKEL, WELCH und NUTTALL wird ein Organismus (wahrscheinlich überall derselbe) als Ursache der Bildung der sogen. Schaumorgane beschrieben als Bacillus phlegmones emphysematosae FRAENKEL (B. aërogenes capsulatus NUTTALL). FUCHS (15) fand einen anaëroben Eiterungserreger und KLEIN (36) einen anaëroben Darmbacillus, den er Bacillus enteritidis sporogenes nennt.

Die Zahl der nicht pathogenen obligaten Anaërobionten ist eine sehr große geworden; indessen dürften wohl manche derselben unter verschiedenen Namen oder Nummern wiederholt beschrieben worden sein.

Der erste, der sich systematisch mit dem Aufsuchen von anaëroben Bakterien beschäftigte, war LIBORIUS (37). Er fand bei seinen Untersuchungen 6 Arten: den schon bekannten Bac. oedematis maligni, Clostridium foetidum, B. polypiformis, B. muscoides, B. pseudo-oedematis maligni. LÜDERITZ (40) fand 5 Arten: Bac. liquefaciens magnus, B. radiatus, B. spinosus, B. solidus, B. liquefaciens parvus. SANFELICE (65), dessen Arten jedoch teilweise mit früher beschriebenen

übereinstimmen dürften, fand 9 Arten, die er einfach mit Nummern bezeichnet; nur den einen nennt er Clostridium solidum. Einen sehr interessanten, durch Farbstoffbildung ausgezeichneten Bacillus fand OGATA (51). Dann kommt eine ganze Anzahl Buttersäurebildner. BOTKIN (4) beschreibt 1, GRUBER (29) 2, KEDROWSKI (28) ebenfalls 2, PERDRIX (57) 1, FLÜGGE (13) 4, BEYERINCK 3, VAN SENUS (69) 1, GRIMBERT (19) 1, v. KLECKI (32) 1. Einen anaëroben Erreger der Cellulosegärung fand OMELIANSKI (52), und FRIBES konnte nach einer Mitteilung WINOGRADSKY's (77) einen bei dem Röstprozeß der Gespinstfasern hervorragend beteiligten Organismus züchten. POPOFF (59) fand einen bei der Brotgärung beteiligten Anaërobionten, und GERSTNER (17) züchtete aus Schmutzwasser 7 Arten. Auch die in späteren Kapiteln noch zu besprechenden Clostridium Pasteurianum WINOGRADSKY und Spirillum desulfuricans BEYERINCK gehören hierher.

Diese Leistungen sind in Anbetracht der Schwierigkeiten, die sich der Kultur anaërober Arten entgegenstellen, als recht bedeutende zu betrachten. Denn wir besitzen thatsächlich noch keine Methode, die in ähnlicher Weise für Anaërobionten so bequem und erfolgreich zu handhaben wäre, wie die Plattenkultur bei den aëroben Arten. Die Hauptschwierigkeit liegt also in der Isolierung der anaëroben Arten.

Man kann die Wirkung der atmosphärischen Luft auf dreierlei Weise auszuschalten suchen, indem man die Kulturen durch Auflegen von Glimmerplättchen, Glas, Aufgießen von Oel etc. überhaupt abzuschließen sucht, oder indem man die Luft aus den Kulturgefäßen auspumpt, oder endlich, indem man sie durch indifferente Gase ersetzt.

Die erste Methode, die namentlich auch von PASTEUR verwendet worden ist, leistet nur bei fakultativ anaëroben Arten — solange es sich um die Isolierung handelt — gute Dienste. Strenge Anaërobionten wachsen dabei gewöhnlich überhaupt nicht. Sie kann deshalb in keiner Weise empfohlen werden.

In welcher Weise das Auspumpen der Luft für die Anlage der Plattenkulturen von Anaërobionten verwendet werden kann, und welche Erfolge man damit erzielen kann, ist mir nicht bekannt. Es sind wohl Vorschläge gemacht worden, meines Wissens ist aber ein wirklich brauchbarer Apparat, abgesehen von dem von GRUBER angegebenen, niemals beschrieben worden. Ich glaube auch, daß die ganze Manipulation viel zu schwerfällig und umständlich sein dürfte, um allgemeiner angewendet zu werden.

Die Ersetzung der Luft durch indifferente Gase kann wieder in zweierlei Weise geschehen, entweder indem man die Luft durch Zuleiten anderer Gase verdrängt oder indem man den Sauerstoff in den Kulturgefäßen durch eine rasch sauerstoffabsorbierende Substanz aus der Luft entfernt. Diese letztere Methode ist mit Erfolg von BUCHNER angewendet worden.

Wir müssen uns zunächst den für die Isolierung der Anaërobionten dienenden Kulturgefäßen zuwenden, aus deren großer Zahl hier die wichtigsten eine kurze Besprechung finden mögen. Aehnlich wie bei den für die Kultur aërober Arten neigt ihre Form mehr der röhrenförmigen oder flaschenförmigen oder schalenförmigen zu.

Unter den röhrenförmigen sind in erster Linie die FRÄNKEL'schen zur Rollröhrchenkultur eingerichteten Reagensgläschen zu nennen. Sie scheinen mir überall da, wo es sich um auf Gelatine wachsende

anaërobe Arten handelt, die man aus einem Gemenge isolieren will, und wo es weniger auf eine mikroskopische Untersuchung der Kolonien ankommt, ihrer leichten Anwendbarkeit wegen den Vorzug vor allen anderen Isolierungsmethoden zu verdienen. FRAENKEL (14) verwendet Reagensgläschen, die in gewöhnlicher Weise mit Nährboden beschickt, mit Wattepfropfen verschlossen sterilisiert werden, und verschließt sie bei der Benutzung an Stelle des Wattepfropfens mit einem gut passenden Kautschukstopfen, durch welchen zwei rechtwinklig gebogene Glasröhren gehen. Die eine derselben, die Zuleitungsröhre, reicht bis fast auf den Boden des Reagensgläschens, während die andere dicht unter dem Gummistopfen endet. Beide Röhren werden an ihrem freien Teil etwas ausgezogen, um das spätere Abschmelzen zu erleichtern, in die freie Oeffnung der längeren wird außerdem ein Wattebausch geschoben. Dann wird Wasserstoff eingeleitet und nach Verdrängung der Luft an beiden Enden abgeschmolzen. Die Röhrchen können hierauf in der von v. ESMARCH angegebenen Weise ausgerollt werden.

Weit weniger zweckmäßig erscheint mir ein Gefäß, welches von HEIM (21, 22) und OGATA (50) beschrieben worden ist. Reagensgläschen werden dicht unter dem Wattepfropfen ausgezogen und die Zuleitung des Gases durch ein zu einer Kapillare ausgezogenes, bis auf den Boden des Gläschens reichendes Glasrohr bewirkt, während der obere, weitere Teil des Reagensgläschens mit Watte verschlossen bleibt. Nach der Verdrängung der Luft wird das Reagensglas an der dünnen Stelle abgeschmolzen. Der Apparat erscheint viel einfacher als die FRAENKEL'schen Röhrchen, das Arbeiten mit ihm ist aber viel umständlicher und zeitraubender, und außerdem kommen nicht selten allerlei unangenehme Zwischenfälle dabei vor.

HESSE (23) verwendet Quecksilber als Abschluß, indem er die Gläschen umgekehrt in Quecksilber stellt und Wasserstoff einleitet; ich habe dieses Verfahren nur einigemal für Kulturen auf schräg erstarrtem Agar verwendet, doch habe ich bei vielen Arten keine günstigen Resultate dabei erzielt. Augenscheinlich üben die aufsteigenden Quecksilberdämpfe doch einen ungünstigen Einfluß auf empfindliche Arten aus.

Ein ganz anderes Verfahren zur Isolierung von anaëroben Bakterien in röhrenartigen Gefäßen schlug VAN SENUS (68, 69) ein. Er bog ca. 1 m lange und innen 6 mm weite Glasröhren U-förmig, aber so, daß die beiden Enden noch einmal rechtwinklig abgebogen werden. Das eine wird zu einer Spitze ausgezogen. Das geimpfte Nährsubstrat, Agar oder Gelatine, wird nun in die Röhre eingesogen und die eine Spitze abgeschmolzen. Auch die strengsten anaëroben Arten wachsen in diesen Röhrchen allerdings sehr gut und sie sind für gewisse Zwecke recht zu empfehlen. Indessen haften ihnen zwei Uebelstände an, die unter Umständen den Wert der Kultur sehr beeinträchtigen können. Einmal ist es höchst unangenehm, daß man überall da, wo man eine Kolonie abimpfen möchte, das Gläschen zertrümmern muß, was, wenn man eine größere Anzahl Kolonien zum Abimpfen hat, sehr zeitraubend und unbequem ist. Zweitens aber sind unter den obligat und namentlich unter den fakultativ anaëroben Arten sehr viele energische Gasbildner, und sind solche in größerer Anzahl in einem solchen Gläschen vorhanden, so erlebt man mitunter recht wenig Freude. Nicht nur, daß der Nährboden zerrissen und,

namentlich bei Agar, das Erkennen vieler Kolonien fast unmöglich gemacht wird, es findet auch den Rissen und Spalten entlang sehr rasch eine Wanderung der Bakterien statt, so daß man bei der Ueberimpfung keine Reinkulturen erhält. Ein ähnliches Verfahren wie VAN SENUS hatte auch bereits VIGNAL (76) eingeschlagen, und auch die von ROUX (63) verwendeten Pipetten, die nach der Füllung an beiden Enden zugeschmolzen werden, beruhen auf demselben Prinzip. Ebenso gehören die Kulturen in Kapillaren und in den GEISSLERschen feuchten Kammern, die besonders von SALOMONSEN (64) und KLEBS (31) verwendet wurden, hierher. Bei diesen Kapillaren ist die geringe Menge des zur Verfügung stehenden Raumes ein böses Hindernis, welches sich auch durch die verwendete Zahl der Röhrchen nur schwer umgehen läßt.

GRUBER (29) hat bei seinen Versuchen, anaërobe Bakterien zu isolieren, ebenfalls Reagensgläschen benutzt, die in der Mitte eingezogen waren. Er setzt über dem Wattepfropf einen einmal durchbohrten Kautschukstopfen auf, führt durch die Oeffnung desselben ein rechtwinklig gebogenes Glasrohr und evakuiert das Gläschen während einer Viertelstunde mit einer gut funktionierenden Luftpumpe, indem gleichzeitig die Nährflüssigkeit durch Eintauchen in 30—35° C warmes Wasser bei diesem niederen Luftdruck zum Kochen gebracht wird. Dann wird das Gläschen noch während des Auspumpens an der ausgezogenen Stelle abgeschmolzen. Auch ROUX (63) verwendete einen ähnlichen Apparat, doch ist derselbe durch ein seitlich angeschmolzenes Rohr bereits wesentlich komplizierter, ohne dabei besondere Vorteile zu bieten. Die älteren von PASTEUR, JOUBERT und CHAMBERLAND (55) empfohlene Methode der Kultur von Anaërobionten im luftverdünnten Raum ist so umständlich und erfordert so komplizierte Glasapparate, daß sie hier nur nebenbei zu erwähnen ist. Ebenso ist das Verfahren von KLEBS (31) nur insofern erwähnenswert, als dadurch ermöglicht wurde, Bakterien unter verschiedenem Luftdruck zu züchten.

Ueberhaupt haben alle diese Methoden der Kultur im luftverdünnten Raume den einen großen Nachteil, daß sie eine sehr gute Luftpumpe erfordern, die nicht leicht in jedem Laboratorium aufzutreiben ist. Und auch heutzutage ist es leider oft genug mit rechten Schwierigkeiten verbunden, eine Luftpumpe, die einige Zeit nicht benutzt wurde, zum guten Funktionieren zu bringen; die Sache ist theoretisch sehr einfach, aber praktisch manchmal zum Verzweifeln. Deshalb ist es wohl im allgemeinen nicht ratsam, die Kultur von Anaërobionten durch Auspumpen der Luft ermöglichen zu wollen, zumal uns viel bequemere Mittel zur Entfernung des Sauerstoffs zur Verfügung stehen.

Eine andere Gruppe von Kulturgefäßen zur Isolierung von Anaërobionten haben Flaschenform. NICOLAIER (44, 45) verwendet weite Flaschen in Pulvergläserform mit Gummistopfen, ähnlich wie FRAENKEL seine Reagensgläschen. Nur verschließt er die Röhren mit Gummischlauch und Quetschhähnen. Einen ähnlichen Apparat verwendet PFEIFFER, er schmilzt die Glasröhren an den Enden ab. Auch NOVY (47, 48) hat zur Kultur einen auf demselben Prinzip beruhenden Apparat beschrieben, sowie einen weiteren, der jedoch so kompliziert und kostbar ist, daß das Arbeiten damit, zumal wenn man eine größere Anzahl in Thätigkeit setzen muß, aus Rücksichten des

Geldpunktes nicht überall durchgeführt werden könnte. Wichtiger und für die Kultur von vielen Anaëroben recht brauchbar sind die von KITASATO (34) und in etwas veränderter Form von ROTH (62) beschriebenen Apparate. Sie stellen Gefäße in der Form von etwas länglichen, aber flachen Feldflaschen vor, die an dem unteren Ende ein angeschmolzenes Glasröhrchen tragen. Der weite Hals der Flaschen wird nach dem Einfüllen und Erstarrenlassen des geimpften Nährbodens am besten mit einem einmal durchbohrten Kautschukstopfen verschlossen. Durch die Oeffnung desselben wird ein Glasröhrchen gesteckt und mit dem Gaszuleitungsrohr verbunden. An das andere Glasröhrchen wird ein Gummischlauch mit Quetschhahn gebracht, und nach genügendem Durchleiten von Wasserstoff wird Zu- und Ableitung durch die Quetschhähne verschlossen und die gefährdeten Teile durch Paraffin gasdicht gemacht. Diese Kultur hat viel für sich und nähert sich am meisten der Plattenkultur; sie hat aber den großen Uebelstand, daß das Abimpfen aller nicht bequem gelegenen Kolonien mit erheblichen Schwierigkeiten verbunden ist.

Die Plattenkultur endlich ist auch für die Isolierung der Anaëroben das erstrebenswerte Ziel, und es hat deshalb auch wahrlich nicht an Versuchen gefehlt, dies Problem in wünschenswerter Weise zu lösen.

In der einfachsten Weise sucht sich BLÜCHER (2) zu helfen. Er stülpt einen Trichter um, setzt ihn mit der Kulturschale in ein Gefäß mit Glycerin und leitet oben so lange Wasserstoff ein, bis die Luft vollständig durch das Glycerin entwichen ist. BOTKIN (3) verwendet einen Apparat, bei welchem die PETRI'schen Schalen — mehrere übereinander — auf einem Gestell in eine Schale gestellt und mit einer Glasglocke bedeckt werden. Die Glasglocke taucht in Paraffinum liquidum, und die Luft unter ihr wird durch Wasserstoff, der durch einen Gummischlauch eingeführt wird, verdrängt. Nach genügender Einleitung von Wasserstoff wird der Gummischlauch einfach herausgezogen. Ich habe den Apparat selbst verwendet, bin aber nicht sonderlich zufrieden mit den Resultaten gewesen; es hält sehr schwer die Luft aus der großen Glocke so vollständig zu entfernen, daß empfindliche Arten darunter wachsen. Das Gleiche gilt von dem von NOVY (47) empfohlenen Gefäß, welches aber ungleich komplizierter ist. Indessen sind bei genügender Abdichtung bei diesem doch leichter Resultate zu erzielen, als bei dem BOTKIN'schen. Auch LUBINSKI (39) hat ein ähnliches Gefäß empfohlen, doch kann ich über seine Verwendbarkeit nicht aus eigener Anschauung berichten.

Eine sehr gute Methode zur Plattenkultur von Anaërobionten wurde von GABRITSCHEWSKY (16) angegeben. Die Schale besteht aus einem erhöhten Mittelboden von 7—8 cm Durchmesser, „welcher als Kulturplatte dient, und einem hohlen Ring (1 cm tief und breit), der die runde Platte umgiebt. Mit der aufgeschliffenen Deckplatte, welche auf dem oberen, ebenfalls aufgeschliffenen Rand der Schale liegt, bildet sich ein Raum, der mit der äußeren Luft durch je 2 korrespondierende Bohrungen der Schale und der Deckplatte in Verbindung steht, so daß dieser innere Raum durch eine Drehbewegung des Deckels vollständig und luftdicht (mit Hilfe von Vaselin) abgeschlossen wird. Die Schalen mit ihren Deckplatten werden bei 160° C sterilisiert und dann unter die Glocke des Gießapparates so gestellt, daß der Deckel neben der Schale auf einer Seite derselben gestützt liegt. Nachdem die Gelatine erstarrt ist, wird auf die untere, ge-

schliffene Seite des Deckelrandes Vaselin mit einem Pinsel aufgetragen und der Deckel so auf die Schale aufgelegt, daß ihre Bohrungen korrespondieren. Jetzt wird in eine von diesen zwei Oeffnungen ein Gummirohr von entsprechender Größe dicht eingeführt und in Ver-Verbindung mit dem gaserzeugenden Apparat gebracht". Dann wird die Deckelplatte gedreht und der Verschluß hergestellt. Auf einem ganz ähnlichen Prinzip beruht das von KAMEN (26) beschriebene Kulturgefäß.

Ich halte von allen diesen verschiedenen Apparaten den von GABRITSCHEWSKY beschriebenen für den besten, leider spielt auch hier der hohe Preis eine Rolle. ARENS (1) verwendet einen kleinen Exsiccator mit aufgeschliffenem Deckel, füllt ihn mit nicht zu feinkörnigem Quarzsand und trockener Pyrogallussäure, setzt die ausgegossene Platte darauf und fügt zu dem Sande etwas 10-proz. Kalilauge, dann wird der gut eingefettete Deckel aufgesetzt und sorgfältig geschlossen. ZETTNOW verbindet die Verdrängung der Luft durch Wasserstoff mit der Absorption des Sauerstoffs durch Pyrogallol (78), sein Apparat leidet aber an dem großen Uebelstand, daß er nicht fertig zu beziehen ist, sondern daß man sich ihn selbst anfertigen muß, resp. anfertigen lassen muß. Ehe man die dazu nötige Zeit darauf verwendet, hat man jedenfalls mit irgend einem anderen, z. B. selbst mit dem von ARENS empfohlenen Apparat, schon längst Resultate erzielt. Ich selbst habe für verschiedene Zwecke der Anaërobenkultur einen kleinen Apparat verwendet, der aus einer größeren Schale und einer kleineren in diese passenden Deckelschale besteht. Die letztere besitzt einen Hals, der mit durchbohrtem Gummistopfen geschlossen wird. Unter diese glockenartige, aber flache Deckelschale kommt die ausgegossene Platte. Wasserstoff wird von oben durch ein weit herabreichendes, durch den Gummistopfen geführtes Glasrohr eingeleitet; der Abschluß wird durch flüssiges Paraffin oder Glycerin bewirkt. Indessen dringt der Wasserstoff nach und nach durch das Paraffin, und das letztere steigt im Innern der Glasglocke allmählich so in die Höhe, daß die Schalenkultur gefährdet wird (41). Einen sehr komplizierten und wenig zweckmäßigen Apparat hat auch TRAMBUSTI (74) beschrieben; er dürfte jetzt wohl kaum noch irgend welche Verwendung finden, zumal die Absorption des Sauerstoffes durch die Pyrogallollösung jedenfalls bei der getroffenen Anordnung sehr langsam vor sich geht.

Alle Apparate, bei denen der Luftabschluß durch eine Flüssigkeit bewirkt wird, haben ihre Nachteile; auch der früher von mir beschriebene hat sich nicht bewährt, sobald es sich um etwas längere Zeit dauernde Kulturen handelte. Ein sehr zweckmäßiger und dabei billiger Apparat wird demnächst von BEHRENS beschrieben werden; er hat seine Feuerprobe bei der Kultur eines außerordentlich schwer zu kultivierenden Anaërobionten glänzend bestanden.

Welchen Weg man einschlägt, um den Sauerstoff der Luft zu entfernen, ist durchaus nicht bedeutungslos. Das Auspumpen der Luft aus den Kulturgefäßen ist einmal nicht vollkommen durchführbar, weil ein geringer Rest Sauerstoff stets in dem Gasgemisch enthalten bleiben wird, dann aber entsteht ein stark luftverdünnter Raum, der wieder im höchsten Grade austrocknend auf den Nährboden wirken muß. Unter allen Umständen entfernt sich also diese Kulturmethode am meisten von den natürlichen Verhältnissen bei der

Entwickelung von Anaëroben, und sie sollte daher, da man Besseres an ihre Stelle setzen kann, überhaupt ganz verlassen werden. Ebenso ist die Ersetzung der Luft durch Wasserdampf, die gewöhnlich in Verbindung mit dem Auspumpen verwendet wurde, als unpraktisch und umständlich aufzugeben.

Die Absorption des Sauerstoffs durch alkalische Pyrogallollösung wurde wohl zuerst von NENCKI (42) für die Kultur obligat anaërober Arten verwendet, indessen lag ihm nur daran, den Nachweis zu führen, daß die PASTEUR'sche Annahme von der Existenz anaërober Arten vollkommen begründet sei. In die Kulturmethoden der Bakteriologie wurde die Verwendung der alkalischen Pyrogallollösung erst durch BUCHNER (9) eingeführt, der die geimpften Röhrchen in größere Reagensgläser stellte, deren Boden mit alkalischer Pyrogallollösung bedeckt war und die oben rasch mit einem festschließenden Kautschukstoffen verschlossen wurden. Diese Methode ist später vielfach benutzt und für besondere Zwecke abgeändert worden, auch für Rollröhrchen, und Platten, von BRAATZ (7) und NIKIFOROFF (46) sogar zur Kultur im hängenden Tropfen. Sie giebt nur unter zwei Bedingungen gute Resultate: es muß reichlich alkalische Pyrogallollösung vorhanden sein, und diese muß mit einer großen Oberfläche auf die Luft in dem Gefäße wirken können, oder man muß die Lösung wiederholt schütteln können, um die vollständige und rasche Absorption des Sauerstoffs bewirken zu können.

Der sehr schwer unter dem Mikroskop zu handhabende Apparat von BRAATZ (7) zur Untersuchung im hängenden Tropfen ist überflüssig, wenn man die von NIKIFOROFF angegebene Methode sorgfältig befolgt. NIKIFOROFF (46) verwendet einen gewöhnlichen hohlgeschliffenen Objektträger, auf welchen das am Rande mit Vaselin bestrichene geimpfte Deckgläschen gelegt wird. Auf der einen Seite wird zwischen Rand des Ausschliffes und Deckgläschens ein Tropfen konzentrierter alkalischer Pyrogallollösung und nach Verschiebung des Deckgläschens auf der anderen Seite ebenso viel Aetzkalilösung gebracht. Dann sucht man durch Drehung des Deckgläschens und Hin- und Herneigen eine Mischung der Flüssigkeiten herbeizuführen. Einige der auf diese Weise hergestellten Präparate gelingen fast immer, während allerdings auch stets eine Anzahl zur Kultur und zur mikroskopischen Untersuchung ungeeignet ist.

Um diesem Uebelstand bei schwierigen Untersuchungen anaërober Arten im hängenden Tropfen, besonders bei der Beobachtung von Bildung und Keimung der Sporen abzuhelfen, bediene ich mich seit längerer Zeit folgenden Apparates. Große Objektträger aus mindestens 3 mm dickem Glase erhalten in der Mitte ein ca. 15 mm im Durchmesser weites rundes Loch und, von diesem ausgehend, nach jeder der kurzen Seiten eine 2 mm tiefe und breite Rinne eingeschliffen. Sie werden auf gewöhnliche Objektträger von entsprechender Größe so mit Wasserglas oder Gips [1]) aufgekittet, daß die Rinnen nun bis zu dem runden Loch führende Röhren darstellen, während alles Uebrige luftdicht abgeschlossen ist. Diese Objektträger werden am besten in PETRI'schen Schalen sterilisiert, dann wird das geimpfte Deckgläschen aufgelegt, der Rand mit einer dicken Paraffinschicht umzogen und

1) Am besten ist zweifellos der von LEIBOLD in Köln für derartige Zwecke verwendete Glaskitt, der mir jedoch damals nicht bekannt war.

in jede der Rinnen eine möglichst gut passende, ca. 8 cm lange Glasröhre mit Paraffin eingeschmolzen. Diese Röhren, die natürlich gleichfalls sterilisiert sein müssen, kann man, wenn es der Raum zuläßt und sie gut passen, schon vor dem Sterilisieren in die Rinne passen, so daß sie nachher nur mit Paraffin gedichtet zu werden brauchen. Die Zuleitungsröhre muß natürlich einen Watteverschluß haben. Man leitet dann Wasserstoff durch und schmilzt die Röhren ab.

Diese Objektträger eignen sich, obwohl sie etwas difficil zu behandeln sind, zu schwierigen Untersuchungen ganz vorzüglich; ich habe die Auskeimung von Sporen des Bacillus tetani und oedematis maligni in solchen Kulturen beobachtet, was mir mit anderen Kulturmethoden nicht gelingen wollte. Am besten eignet sich ein Tropfen möglichst wasserarmen Agars für diese Zwecke.

Was schließlich die Verdrängung der Luft durch andere Gase anbetrifft, so glaube ich, daß diese Methode vor allen anderen bei der Isolierung den Vorzug verdient; sie gestattet ein rasches und sicheres Arbeiten und ist mit weit weniger Umständen verknüpft. Die Frage, welches Gas man verwendet, würde ohne Zweifel zu Gunsten des Stickstoffes entschieden werden müssen, wenn es gelänge, dieses Element in ähnlich leichter Weise rein zu erhalten, wie Wasserstoff oder Kohlensäure. So wird man sich denn meist einer dieser Gasarten zuwenden müssen, denen man, namentlich der letzteren, gegenwärtig allerlei böse Dinge bezüglich ihrer Einwirkung auf Anaërobionten nachsagt. Van Senus (69) beobachtete eine Aktivierung des Wasserstoffes, die auf die Kulturen schädlich einwirkte, und die Kohlensäure, die allerdings wohl wenig empfehlenswert ist, soll nicht nur an sich giftig wirken, sondern auch den Nährboden sauer und dadurch zur Kultur ungeeignet machen. Ich selbst habe mich des Wasserstoffes ohne Ausnahme mit sehr gutem Erfolge bedient.

Hat man einmal erst anaërobe Bakterien isoliert, so ist die weitere Züchtung verhältnismäßig einfach. Am besten eignet sich dazu die schon von Liborius angegebene Methode der Kultur in hohen Schichten eines festen Nährsubstrates. Reagensgläschen von gewöhnlicher Form werden etwa zu $^2/_3$ mit Gelatine oder Agar gefüllt und durch bis an den Boden reichenden Stich geimpft. Diese Methode läßt gleichzeitig am besten den Grad der Anaërobiose der Bakterien erkennen. Streng anaërobe Arten wachsen erst 1—2 cm unter der Oberfläche; je besser sie geringe Mengen Sauerstoff vertragen, desto höher hinauf entwickeln sich die Kolonien. Uebrigens kommt es bei Agarkulturen häufig zu einem scheinbaren Wachstum streng anaërober Arten bis an die oder selbst auf der Oberfläche, was jedoch so zu erklären ist, daß kleine, im Stichkanal aufsteigende Gasblasen geringe Mengen der Bakterienkultur an die Oberfläche reißen und dort ablagern. Durch die später angegebenen Zusätze zum Agar kann man allerdings ein Wachstum der Kultur bis dicht unter die Oberfläche erzielen.

Handelt es sich nicht um die bloße Fortzüchtung von anaëroben Bakterien, sondern will man Präparate anfertigen, so ist diese Kultur in hohen Schichten weniger zu empfehlen, weil man unvermeidlich etwas Nährboden mit auf die Deckgläschen bringt und die Präparate dann unrein aussehen. Für diese Zwecke ist die von Fuchs (15) angegebene Methode am besten, doch verwende ich dieselbe insofern etwas modifiziert, als ich ebenso wie bei den Fraenkel'schen Röhr-

chen das Wasserstoffgas durch Glasröhrchen, die später abgeschmolzen werden, einleite. FUCHS verwendet schräg erstarrte Nährböden, gießt das Kondensationswasser ab, streicht das Impfmaterial auf der schrägen Oberfläche aus, kehrt das Gläschen um und leitet von unten Wasserstoff ein; nach einiger Zeit wird das Gläschen rasch mit einem genau passenden Gummipfropfen verschlossen und paraffiniert, um das Entweichen des Wasserstoffs zu verhindern.

Die Kultur in flüssigen Nährböden bietet keine besonderen Schwierigkeiten; man kann auch hier eine ähnliche Anordnung wählen, wie bei den FRAENKEL'schen Röhrchen, oder an Stelle der Reagensgläschen ERLENMEYER'sche Kolben u. s. w. PETRI und MAASSEN (58) verwenden einen Verschluß, der bequemer ist als das Abschmelzen der Röhrchen. Sie verschließen durch einen Glasstab während des Zuleitens des Gases; ich ziehe jedoch den Verschluß durch Abschmelzen der Röhrchen vor, denn Gummi ist im hohen Grade für Wasserstoff permeabel. Auch SCHMIDT (67) beschreibt einen Apparat für die Kultur von Anaërobionten, der sich jedoch kaum einer allgemeineren Verwendung erfreuen dürfte. Der Apparat von HEWLETT (24) dürfte nur für physiologische Versuche praktisch sein.

Die Versuche, Anaërobionten bei Luftzutritt zu züchten, indem man sie mit aëroben Arten zusammen kultiviert, dürften nach den Erfahrungen von PENZO (56), KITT (35), KEDROWSKI (27) u. a. als geglückt zu betrachten sein; sie haben jedoch für morphologische und entwickelungsgeschichtliche Studien sich bisher nicht gut verwerten lassen.

Die Nährböden, welche man im allgemeinen zur Kultur von Anaëroben verwendet, sind Agar und Gelatine, die jedoch zweckmäßig mit einer die Bakterien nicht schädigenden reduzierenden Substanz versetzt werden. KITASATO und WEYL (33) haben diesen Verhältnissen eine besondere Aufmerksamkeit gewidmet und besonders Traubenzucker, ameisensaures Natron und indigschwefelsaures Natron empfohlen. Das letztere verwende ich nicht gern, weil es wenigstens im Anfange nicht gut gestattet, Verunreinigungen wahrzunehmen, und man auch später in den oberen, nicht entfärbten Schichten über diesen Punkt keine genügende Sicherheit erhält. Am besten scheint mir eine Kombination von Traubenzucker und ameisensaurem Natron oder letzterem und 1—2-proz. Glycerin zu wirken. Von dem ersteren verwende ich nie mehr als 0,3 Proz. Besonders wichtig ist der Zusatz solcher Substanzen bei Plattenkulturen oder Strichkulturen nach der FUCHS-schen Methode, auch der Zusatz von Glycerin wirkt dabei als Nährsubstanz besonders gut.

Litteratur.

1) **Arens**, *Eine Methode zur Plattenkultur der Anaëroben, Centralbl. f. Bakt. Bd. XV* 1894 *p.* 15.

2) **Blücher**, *Eine Methode zur Plattenkultur anaërober Bakterien, Zeitschr. f. Hygiene Bd. VIII p.* 499.

3) **Botkin**, *Eine einfache Methode zur Isolierung anaërober Bakterien, Zeitschr. f. Hygiene Bd. IX Heft* 2.

4) **Botkin**, *Ueber einen Bacillus butyricus*, *Zeitschr. f. Hygiene Bd. XI p.* 421.
5) **Bovet**, *Des gaz produits par la fermentation anaérobienne*, *Annales de micrographie T. II No.* 7.
6) **Braatz**, *Die Bedeutung der Anaërobiose für die Wundheilung und für die allgemeine Pathologie*, *Deutsche med. Wochenschr.* 1890 *No.* 46 *a.*
7) — — *Eine neue Vorrichtung zur Kultur von Anaëroben im hängenden Tropfen*, *Centralbl. f. Bakt. Bd. VIII* 1890 *p.* 520
8) — — *Einiges über die Anaërobiose*, *Centralbl. f. Bakt. Bd. XVII* 1895 *p.* 737.
9) **Buchner**, *Zeitschr. für physiolog. Chemie Bd. IX* 1885.
10) **Ernst**, *Ueber einen gasbildenden Anaëroben im menschlichen Körper und seine Beziehung zur Schaumleber*, *Virchow's Archiv Bd. CXXXIII* 1893.
11) **Feser**. *Beobachtungen und Untersuchungen über den Rauschbrand im Jahre* 1879, *Deutsche Zeitschr. f. Tiermedizin.*
12) **Fitz**, *Berichte d Deutschen chem. Gesellschaft Bd. XV* 1882 *p.* 867.
13) **Flügge**, *Die Aufgaben und Leistungen der Milchsterilisierung gegenüber den Darmkrankheiten der Säuglinge*, *Zeitschr. f. Hygiene Bd. XVII* 1894 *p.* 273.
14) **Fraenkel, Carl**, *Ueber die Kultur anaërober Mikroorganismen*, *Centralbl. f. Bakt. Bd. III* 1888 *p.* 735
15) **Fuchs**, *Ein anaërober Eiterungserreger*, *Inaug.-Dissert. Greifswald* 1890.
16) **Gabritschewsky**, *Zur Technik der bakteriologischen Untersuchungen*, *Centralbl. f. Bakt. Bd. X p.* 248.
17) **Gerstner**, *Beiträge zur Kenntnis obligat anaërober Bakterienarten*, *Arbeiten aus dem bakter. Inst. d. techn. Hochschule zu Karlsruhe Bd. I p.* 149.
18) **Goebel**, *Ueber den Bacillus der Schaumorgane*, *Centralbl. f. allgem. Pathologie und pathol. Anatomie Bd. VI* 1895 *No.* 12/13.
19) **Grimbert**, *Fermentation anaérobie*, *produit par le Bacillus orthobutylicus*, *ses variations sous certaines influences biologiques*, *Ann. de l' Inst. Pasteur Bd. VII* 1893 *p.* 353.
20) **Gruber, Max**, *Eine Methode der Kultur anaërobischer Bakterien*, *Centralbl. f. Bakt. Bd. I* 1887 *p.* 867.
21) **Heim**, *Zur Originalmitteilung von Ogata: „Einfache Bakterienkultur mit verschiedenen Gasen"*, *Centralbl. f. Bakt. Bd. XI* 1892 *p.* 800.
22) — — *Arbeiten aus dem K. Ges.-Amt Bd. V p.* 585.
23) **Hesse**, *Ein neues Verfahren zur Züchtung anaërober Bakterien*, *Zeitschr. f. Hygiene Bd. XI Heft* 2.
24) **Hewlett**, *Notes on the cultivation of the tetanus bacillus and other bacteriological methods*, *The Lancet* 1894 14 *Juli.*
25) **Hueppe u. Fajans**, *Ueber Kulturen im Hühnerei und über Anaërobiose der Cholerabakterien*, *Arch. f. Hygiene Bd. XX Heft* 4.
26) **Kamen**, *Eine einfache Kulturschale für Anaëroben*, *Centralbl. f. Bakt. Bd. XII* 1892 *p.* 296.
27) **Kedrowski**, *Ueber die Bedingungen, unter welchen anaërobe Bakterien auch bei Gegenwart von Sauerstoff existieren können*, *Zeitschr. f. Hygiene Bd. XX* 1895 *Heft* 3.
28) — — *Ueber zwei Buttersäure produzierende Bakterienarten*, *Zeitschr. f. Hygiene Bd. XVI p.* 445.
29) **Kerry**, *Ueber einen neuen pathogenen anaëroben Bacillus*, *Oesterr. Zeitschr. f. wissensch. Veterinärkunde Bd. V* 1894 *No.* 2/3.
30) — — *Ueber die Zersetzung des Eiweißes durch den Bacillus des malignen Oedems*, *Wiener Monatshefte f. Chemie Bd. X* 1889 *No.* 10.
31) **Klebs**, *Allgemeine Pathologie Bd. I* 1887 *p.* 104.
32) **Klecki, V. von**, *Ein neuer Buttersäuregärungserreger* (*Bacillus saccharobutyricus*) *und dessen Beziehungen zur Reifung und Lochung des Quargelkäses*, *Centralbl. f. Bakt. II. Abt. Bd. II* 1896 *p.* 169.
33) **Kitasato und Weyl**, *Zur Kenntnis der Anaëroben*, *Zeitschr. f. Hygiene Bd. VIII p.* 41.
34) **Kitasato**, *Ueber das Wachstum des Rauschbrandbacillus auf festen Nährsubstraten*, *Zeitschr. f. Hygiene Bd. VIII p.* 55.
35) **Kitt**, *Die Züchtung des Rauschbrandbacillus bei Luftzutritt*, *Centralbl. f. Bakt. Bd. XVII* 1895 *p.* 168.
36) **Klein, E.**, *Ueber einen pathogenen anaëroben Darmbacillus*, *B. enteritidis sporogenes*, *Centralbl. f. Bakt. Bd. XVIII* 1895 *p.* 737.
37) **Liborius**, *Beiträge zur Kenntnis des Sauerstoffbedürfnisses der Bakterien*, *Zeitschr. f. Hygiene Bd. I p.* 115.
38) **Lubinski**, *Ueber die Anaërobiose bei der Eiterung*, *Centralbl. f. Bakt. Bd. XVI* 1894 *p.* 769.
39) — — *Zur Methodik der Kultur anaërober Bakterien*, *Centralbl. f. Bakt. Bd. XVI* 1894 *p.* 20.

40) **Lüderitz**, *Zeitschr. f. Hygiene Bd. V* 1889 *p.* 140.
41) **Migula, W.**, *Ueber einen neuen Apparat zur Plattenkultur von Anaëroben, Deutsche tierärztliche Wochenschr.* 1895 *No.* 52.
42) **Nencki**, *Ueber die Lebensfähigkeit der Spaltpilze bei fehlendem Sauerstoff, Beiträge zur Biologie der Spaltpilze* 1880.
43) — — *Untersuchungen über die Zersetzung des Eiweißes durch anaërobe Spaltpilze, Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wissensch. zu Wien Mai* 1889.
44) **Nicolaier**, *Virchow's Archiv Bd. CXXVIII* 1892.
45) — — *Bemerkungen zu der Arbeit von Prof. F. G. Novy:* „*Die Kultur anaërober Bakterien*", *Centralbl. f. Bakt. Bd. XV* 1894 *p.* 227.
46) **Nikiforoff**, *Ein Beitrag zu den Kulturmethoden der Anaëroben, Zeitschr. f. Hygiene Bd. VIII p.* 489.
47) **Novy**, *Die Kultur anaërober Bakterien, Centralbl. f. Bakt. Bd. XIV* 1893 *p.* 581.
48) — — *Die Plattenkultur anaërober Bakterien, Centralbl. f. Bakt. Bd. XVI* 1894 *p.* 566.
49) — — *Ein neuer Bacillus des malignen Oedems, Zeitschr. f. Hygiene Bd. XVII* 1894 *p.* 209.
50) **Ogata**, *Einfache Bakterienkultur mit verschiedenen Gasen, Centralbl. f. Bakt. Bd XI* 1892 *p.* 621.
51) — — *Ueber einen roten Farbstoff erzeugenden Bacillus aus Fußbodenstaub, Centralbl. f. Bakt. Bd XI* 1892 *p.* 1.
52) **Omelianski, V.**, *Sur la fermentation de la cellulose, Compt. rend. de l' Acad. d. sc. de Paris* 4. *Nov.* 1895.
53) **Pasteur**, *Sur les animalcules infusoires vivant sans oxygène libre et déterminants des fermentations, Compt. rend. de l' Acad. d. sc. de Paris T. LII* 1861.
54) — — *et* **Joubert**, *Compt. rend.* 1877.
55) — — — — *et* **Chamberland**, *Compt. rend.* 1878.
56) **Penzo**, *Beitrag zum Studium der biologischen Verhältnisse des Bacillus des malignen Oedems. Centralbl. f. Bakt. Bd X* 1891 *p.* 822.
57) **Perdrix**, *Sur les fermentations produites par un microbe anaërobie de l' eau, Ann. de l' Inst. Pasteur Bd. V* 1891 *p.* 286.
58) **Petri und Maassen**, *Ein bequemes Verfahren für die anaërobe Züchtung der Bakterien in Flüssigkeiten, Arbeiten aus dem Kais. Gesundheitsamt Bd. VIII No.* 2.
59) **Popoff**, *Sur un bacille anaërobie de la fermentation pannaire, Ann. de l' Inst. Pasteur* 1890 *p.* 674.
60) **Prazmowski**, *Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte und Fermentwirkung einiger Bakterien* 1880.
61) **Reinke und Berthold**, *Die Zersetzung der Kartoffel durch Pilze* 1879.
62) **Roth**, *Ueber ein einfaches Verfahren der Anaërobenzüchtung, Centralbl. f. Bakt. Bd. XIII* 1893 *p.* 223.
63) **Roux**, *Sur la culture des microbes anaërobies, Ann. de l' Inst. Pasteur T. I No.* 2.
64) **Salomonsen**, *Bakteriologisk Teknik* 1889.
65) **Sanfelice**, *Untersuchungen über anaërobe Mikroorganismen, Zeitschr. f. Hygiene Bd. XIV.*
66) — — *Contributo alla biologia et morfologia dei batterii saprogeni aërobi e anaërobi, Atti dell' Accad. Med. di Roma, Anno XVI Ser. II Vol. V.*
67) **Schmidt**, *Eine einfache Methode zur Züchtung anaërober Kulturen in flüssigen Nährböden, Centralbl. f. Bakt. Bd. XVII* 1895 *p.* 466.
68) **Van Senus**, *Zur Kenntnis der Kultur anaërober Bakterien, Centralbl. f. Bakt. Bd. XII* 1892 *p.* 144.
69) — — *Beiträge zur Kenntnis der Cellulosegärung, Dissert. Leiden* 1890.
70) **Smith**, *The fermentation tube with special reference to anaerobiosis and gas production among bacteria, The Wilder Quarter-Century Book* 1893 *p.* 187. — *Ref. Centralbl. f. Bakt. Bd. XIV p.* 864.
71) **Selitrenny**, *Ueber die Zersetzung des Leimes durch anaërobe Spaltpilze, Monatshefte f. Chemie Bd. X* 1889 *Heft* 10.
72) **Van Tieghem**, *Sur le Bacillus amylobacter et son rôle dans la putréfaction des tissus végétaux, Bull. de la soc. botan. de France T. XXIV* 1877.
73) — — *Identité du Bacillus amylobacter et du Vibrion butyrique Pasteur, Compt. rend. T. LXXXIX* 1879.
74) **Trambusti**, *Ueber einen Apparat zur Kultur der anaëroben Mikroorganismen auf festem durchsichtigem Nährmittel, Centralbl. f. Bakt. Bd. XI* 1892 *p.* 623.
75) **Trécul**. *Compt. rend.* 1865 *T. LXI und* 1867 *T. LXV.* — *Ann. de sc. nat. Sér. V T. VII* 1867.
76) **Vignal**, *Sur un moyen d' isolation et de culture des microbes anaérobies, Ann. de l' Inst. Pasteur Bd. I* 1887 *No.* 7.

77) **Winogradsky, S.**, *Sur le rouissage du lin et son agent microbien, Compt. rend.* 18. *Nov.* 1895.
78) **Zettnow**, *Ein Apparat zur Kultur anaërober Bacillen, Centralbl. f. Bakt. Bd. XV* 1894 *p.* 688.

Kapitel 7. Phosphorescenz.

Eine der eigenartigsten und interessantesten Erscheinungen im Leben der Bakterien ist unstreitig die Lichtentwickelung, welche einige Arten unter geeigneten Bedingungen zeigen. Sie ist auch schon deshalb von allgemeinerem Interesse, weil sie im wundergläubigen Mittelalter wiederholt zu allerhand Zauber- und Hexengeschichten Veranlassung gegeben hat und auch heute noch mit Grauen und Entsetzen von dem ungebildeten Volke betrachtet wird [1]).

Es ist ja auch noch nicht gar so lange her, daß man die wahre Ursache des Leuchtens von Fleisch etc. richtig erkannt hat. Erst Pflüger (35, 36) kam derselben auf die Spur und fand, daß die leuchtende Substanz sich unter dem Mikroskop aus kleinen Kügelchen bestehend erwies, die er als Bakterien ansprach. Daß das Leuchten selbst aber von diesen Kügelchen ausging und ihnen anhaftete, bewies er dadurch, daß er die leuchtende Flüssigkeit, die durch Vermischung des leuchtenden Schleimes von Fischen mit Salzwasser entstanden war, filtrierte. Verwendete er nur doppelte Lagen von schwedischem Filtrierpapier, so blieb das Filtrat leuchtend, aber auch die Körperchen waren noch darin zu finden. Nahm er aber ein sehr dichtes Druckpapier, so leuchtete das Filtrat nicht mehr und enthielt auch keine Kügelchen, das Papier dagegen leuchtete durch und durch.

Der Organismus, der dieses Leuchten von Fischen am häufigsten zu veranlassen scheint, wurde von Cohn (6) Micrococcus phosphoreus genannt. Ob es derselbe ist, den später Ludwig (30) als M. Pflügeri bezeichnete, läßt sich nicht ermitteln, doch scheint die beträchtliche Größe, die beide beobachteten, darauf hinzudeuten.

Im Jahre 1879 fanden Bancel und Husson (1) an leuchtenden Seetieren, insbesondere Hummern, Leuchtbakterien; doch behaupten sie, daß die eine Art anaërob sei, was nach dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnis von den Leuchtbakterien sehr unwahrscheinlich ist.

Dieselben Organismen, wie Cohn und Ludwig, scheint auch Lassar (26) auf leuchtendem Schweinefleisch gefunden zu haben, und Nüesch (33, 34) hat bei leuchtendem Fleisch Kokken und bewegliche Stäbchen gefunden. Er führt allerdings die Ursache des Leuchtens von allem Fleisch, welches 6—8 Stunden in einem Metzgerladen gestanden hatte, auf einen in diesem Laden befindlichen morschen Balken zurück, doch scheint das Leuchten des Holzes, wenigstens im Binnenlande, niemals auf Bakterien zurückzuführen zu sein, wie sich ja

1) So ist mir noch in diesem Jahre (1896) passiert, daß, als ich zufällig an einem frisch vom Metzger geholten Stück Kalbfleisch Leuchten bemerkte und in meiner Freude über diesen Fund mich persönlich in den Laden begab, um einige Nachforschungen zu halten, mich der Mann himmelhoch beschwor, über den Vorfall zu schweigen, weil sonst sein ganzes Geschäft ruiniert sei.

überhaupt an der Zersetzung des Holzes weit mehr echte Pilze als Bakterien beteiligen.

Dann beschrieb FISCHER (11) einen aus dem Indischen Meer stammenden Leuchtbacillus, Bacillus phosphorescens, und bald darauf einen zweiten, Bacterium phosphorescens aus Nord- und Ostsee (12) und einen dritten im Wasser des Kieler Hafens, den er den „einheimischen Leuchtbacillus" nennt. Zwei von FORSTER (15, 16) beobachtete Leuchtbakterien sind nach FISCHER's Untersuchungen mit den genannten Arten aus Nord- und Ostsee identisch.

In zwei Abhandlungen faßt BEYERINCK (2, 3) die bisher gefundenen Leuchtbakterien zusammen und stellt sie in eine besondere Gattung Photobacterium, welche Ph. Pflügeri (LUDW.) BEYERINCK, Ph. indicum (FISCHER) BEYERINCK (= indischer Leuchtbacillus, Bacillus phosphorescens FISCHER), Ph. Fischeri BEYERINCK, als Leuchtbacillus der Ostsee bezeichnet, und Ph. luminosum n. sp. aus der Nordsee. In einer dritten Arbeit (4) führt er noch zwei weitere Arten, das von Ph. Pflügeri abgetrennte Ph. phosphorescens (COHN) BEYERINCK und Ph. balticum auf.

KATZ (22, 23) beschreibt 6 Arten von Leuchtbakterien: Bacillus cyaneo-phosphorescens (vielleicht identisch mit Ph. indicum), Bacillus smaragdeo-phosphorescens (verwandt mit Ph. phosphorescens und Pflügeri), Bacillus argenteo-phosphorescens I (vielleicht Varietät des Ph. Fischeri), B. argenteo-phosphorescens II, B. argenteo-phosporescens III, B. argenteo-phosphorescens liquefaciens (dem Ph. luminosum nahestehend).

DUBOIS (7, 8) beschreibt sehr unvollkommen zwei verschiedene Leuchtbakterien als Bacterium Pholas und B. Pelagia, die möglicherweise mit anderen schon beschriebenen identisch sind.

GIARD (18, 19) beschreibt einen von BILLET (5) Bacterium Giardi genannten Leuchtbacillus, welcher sogar für Crustaceen pathogen sein soll, was aber von RUSSELL (37) als zweifelhaft hingestellt wird.

EIJKMAN (10) beschreibt eine neue, auf in Batavia auf den Markt kommenden Fischen gefundene Art von Leuchtbakterien, Photobacterium javanense.

FISCHER (14) endlich beschreibt eine ganze Anzahl leuchtender Meerwasserbakterien: Photobacterium delgadense, Ph. degenerans, Ph. tuberosum, Ph. papillare, Ph. glutinosum, Ph. annulare, Ph. coronatum, Ph. hirsutum, Ph. caraibicum.

Läßt man zunächst noch die verschiedenen leuchtenden Vibrionenarten, deren Leuchtvermögen zuerst von KUTSCHER (24, 25) und später unabhängig von ihm durch OERGEL beobachtet wurde, außer Betracht, da ihre Artselbständigkeit noch ganz ungewiß ist, so ergeben sich also folgende Arten von Leuchtbakterien:

1. Photobacterium Pflügeri (LUDWIG) BEYERINCK,
2. Ph. phosphorescens (COHN) BEYERINCK,
3. Ph. indicum (FISCHER) BEYERINCK,
4. Ph. Fischeri BEYERINCK,
5. Ph. luminosum BEYERINCK,
6. Ph. balticum BEYERINCK,
7. Bacillus cyaneo-phosphorescens KATZ,
8. B. smaragdeo-phosphorescens KATZ,
9. B. argenteo-phosphorescens I KATZ,

10. B. argenteo-phosphorescens II KATZ,
11. B. argenteo-phosphorescens III KATZ,
12. B. argenteo-phosphorescens liquefaciens KATZ,
13. Bacterium Pholas DUBOIS,
14. B. Pelagia DUBOIS,
15. B. Giardi BILLET,
16. Photob. javanense EIJKMAN,
17. Ph. delgadense FISCHER,
18. Ph. degenerans FISCHER,
19. Ph. tuberosum FISCHER,
20. Ph. papillare FISCHER,
21. Ph. glutinosum FISCHER,
22. Ph. annulare FISCHER,
23. Ph. coronatum FISCHER,
24. Ph. hirsutum FISCHER,
25. Ph. caraibicum FISCHER.

Einige von diesen Arten werden vermutlich zusammengehören, andere wird man unter den leuchtenden Vibrionen wiederfinden. Immerhin ist es zweifellos, daß es eine größere Zahl der leuchtenden Bakterienarten giebt. Diese Arten unter ein gemeinsames Genus bringen zu wollen, ist in systematischer Hinsicht durchaus unzulässig, denn sie gehören nicht nur verschiedenen Gattungen, sondern auch verschiedenen Familien an. BEYERINCK's Photobacterium phosphorescens ist ein echter Micrococcus, FISCHER's Ph. delgadense ist eine Pseudomonas[1]) und Ph. coronatum eine Microspira. Dagegen ist der Ausdruck Photobacterium sehr bequem, wenn man über die systematische Stellung der betreffenden Art nichts aussagen, sondern nur ihre so hervorstechende physiologische Eigenschaft bezeichnen will, und in diesem Sinne wird der Name auch im folgenden wiederholt verwendet werden.

Die Ursache der Lichtentwickelung ist uns noch vollkommen unbekannt; wenigstens vermögen sich die bisherigen Erklärungsversuche nicht auf irgend welche beweiskräftige Daten zu stützen, obwohl allerdings die eine wahrscheinlicher ist als die andere. LUDWIG glaubt, daß das Leuchten von gewissen von den Bakterien abgeschiedenen Körpern ausgehe. Er hatte bei der mikroskopischen Untersuchung der Kulturen von Micrococcus Pflügeri (31) die Wahrnehmung gemacht, daß das Leuchten hauptsächlich von kleinen, über den Kolonien gelegenen Bläschen ausgehe, und glaubt, daß diese Bläschen den eigentlich leuchtenden Stoff enthalten. Die Kolonien selbst erschienen ihm dunkler. Möglich, daß es sich hier um Lichtbrechungserscheinungen gehandelt hat, die bei dem sehr schwachen Licht unter dem Mikroskop nicht als solche zu erkennen waren. Er stützt seine Ansicht auf die Entdeckungen RADZISZEWSKI's[2]) und nimmt die Ausscheidung solcher Phosphorescenten auch seitens der Bakterien an, insbesondere glaubt er Aldehyden dabei eine Rolle zuschreiben zu müssen. Aehnlicher Ansicht scheint auch DUBOIS zu sein, welcher zwischen gewissen Seetieren und den von ihm gefundenen Leuchtbakterien eine Symbiose annimmt. Nach ihm sondern diese Tiere

1) Wenn man nicht vielleicht alle stäbchenförmigen Leuchtbakterien besser zu Microspira bringt.

2) Vergl. das Referat LUDWIG's im Bot. Centralbl. Bd. VII p. 325.

einen Stoff „Luciferin" ab, welcher durch die fermentartige Eigenschaft der Leuchtbakterien zum Phosphorescieren gebracht wird.

Dieser Annahme von der Ausscheidung eines Leuchtkörpers stehen jedoch erhebliche Bedenken gegenüber, die besonders von LEHMANN (27), TOLLHAUSEN (38), BEYERINCK (4) und KATZ (23) geltend gemacht werden. Schon die Thatsache, daß sich die leuchtende Substanz nicht von den Bakterien abfiltrieren läßt, muß zu der Annahme führen, daß dieselbe mindestens sehr eng mit der Bakterienzelle verbunden ist. LEHMANN versuchte auch Thonfilter mit dem gleichen Resultat. Ebenso konnte er feststellen, daß sehr geringe Mengen von verhältnismäßig indifferenten Stoffen, wie Aether, Alkohol, Chloroform, Benzol, Xylol u. s. w., das Leuchten aufhoben; mit dem Aufhören des Leuchtens war gleichzeitig der Tod der Bakterien eingetreten. Außerdem verschwand das Leuchten schon bei 39,5 °, bei längerem Aufenthalt der Kulturen bei 45 ° kehrte es auch nach Abkühlung nicht mehr wieder. Mit Recht hebt LEHMANN hervor, daß eine Substanz, die schon bei 40 ° vernichtet würde, als Erreger der Phosphorescenz kaum anzunehmen sei.

Es ist allerdings die Möglichkeit nicht ganz von der Hand zu weisen, daß daß Leuchten doch an Körper gebunden sei, welche von der Zelle ausgeschieden werden, daß sie aber nur sofort nach ihrem Austreten leuchten, so daß also das Leuchten augenblicklich sistiert wird, wenn die Lebensfunktionen der Zelle zeitweise oder dauernd aufgehoben werden. Dies würde aber gewissermaßen schon ein Uebergang zu der anderen Erklärung sein, nach welcher das Leuchten als eine Lebensfunktion der Zelle selbst aufzufassen ist. Wenn die Lichtentwickelung auch dabei nicht in der Zelle vor sich geht, so ist sie doch unmittelbar an die Zelle und an deren lebendige Kraft gebunden.

Die zweite Anschauung, besonders durch BEYERINCK und LEHMANN vertreten, hat zweifellos gegenwärtig am meisten für sich. Nach ihr soll das Leuchten ein intracellularer Vorgang und eine Lebensäußerung der Zelle sein. Mit dem Aufhören der Lebensfunktionen erlischt das Leuchten, mag der Tod eingetreten sein oder nur ein Starrezustand. BEYERINCK insbesondere glaubt, daß der Uebergang des Peptons in den organisierten lebenden Stoff der Zelle mit Lichtentwickelung verbunden sei. Allerdings beobachtete LEHMANN noch eine Lichtentwickelung bei -12^{0} während 10—12 Minuten, und es ist schwer anzunehmen, daß bei dieser Temperatur noch Nahrungsaufnahme stattfindet, doch ist es auch nicht unmöglich, daß durch den Atmungsprozeß der Zellen, die ja in Kulturen so außerordentlich dicht gehäuft liegen, so viel Wärme frei wird, daß wenigstens eine kurze Zeit die Temperatur in der unmittelbaren Umgebung der Zellen und in diesen selbst nicht unter den Gefrierpunkt sinkt.

Die Analogien mit anderen leuchtenden Organismen lassen uns hierbei im Stich, denn es scheint, als ob sowohl die Absonderung einer leuchtenden Substanz vorkäme, als auch ein Leuchten durch intracellulare Vorgänge. Außerdem sind aber auch bei anderen Leuchtwesen die Vorgänge noch durchaus nicht in wünschenswerter Weise bekannt. Bei den Bakterien hat man jedoch wohl Grund, anzunehmen, daß die Ursache der Lichtentwickelung bei allen Arten die gleiche sei.

Eine dritte, zur Zeit wohl kaum noch vertretene Ansicht über

die Entstehung der Phosphorescenz äußerten BANCEL und HUSSON. wonach die Bakterien unter gleichzeitiger Zerlegung der Kohlensäure der Luft, Kohlenwasserstoffe und besonders auch Phosphorwasserstoff bilden sollen, die sofort wieder unter Lichtentwickelung oxydiert werden. Indessen haben sie selbst in keiner Weise diese Ansicht zu stützen vermocht.

Das Zustandekommen der Phosphorescenz ist an gewisse äußere Bedingungen gebunden. Schon LUDWIG nahm wahr, daß die Leuchtbakterien sehr wohl ohne Lichtentwickelung zu züchten sind, und seitdem diese interessanten Wesen regelmäßig in den bakteriologischen Instituten gezüchtet werden, wird mancher sehr gegen seine Wünsche dieselbe Beobachtung gemacht haben. Sind uns auch durchaus noch nicht alle Bedingungen bekannt, unter denen Bakterien in künstlichen Kulturen ihre Lichtentwickelung zeigen, so wissen wir doch, dank den Untersuchungen BEYERINCK's, daß nur unter ganz bestimmten Ernährungs- und Temperaturverhältnissen leuchtende Kulturen zu erhalten sind. Die einzelnen Arten sind übrigens in ihren Ansprüchen sehr verschieden.

Was die Temperaturverhältnisse anbetrifft, so zeigt sich, daß bei fast allen Arten hohe Temperaturen, die an die obere Wachstumsgrenze heranreichen, schädigend auf das Leuchtvermögen einwirken, niedrige Temperaturen dagegen meist gut vertragen werden. Allerdings sind auch hier bei den einzelnen Arten große Verschiedenheiten zu bemerken, die zur Temperatur ihres Wohnortes in Beziehung stehen.

Bei Bacterium phosphorescens beobachtete LEHMANN noch bei 0,1° während mehrerer Tage ein abgeschwächtes Leuchten, und auch FORSTER (15, 16) und FISCHER nahmen bei 0° Lichtentwickelung wahr. Der letztere konnte bei Bacterium phosphorescens die stärkste Lichtentwickelung zwischen 5 und 10° C erzielen, LEHMANN bei 24°. EYKMAN's Bacterium javanense leuchtet am stärksten bei 25—33°, doch soll die Lichtentwickelung erst bei —20° und +45° aufhören[1]). Photob. indicum leuchtet nach BEYERINCK (4) am besten bei 30—35°, Ph. luminosum, dessen Leuchtkraft bei 20° schon verschwindet, bei 15°. Das Leuchten hält aber bei dieser Temperatur nur kurze Zeit an, bei niederen Temperaturen ist es schwächer, aber länger anhaltend. Länger fortgesetzte Kultur bei höheren Temperaturen führt stets nach meinen Beobachtungen eine dauernde Schwächung und schließlich den Verlust des Leuchtvermögens herbei, während umgekehrt möglichst niedere Temperaturen die Leuchtkraft erhalten. BEYERINCK ist es gelungen, durch Auswahl der am stärksten leuchtendn Kolonien eine Kräftigung des Leuchtvermögens bei Ph. indicum herbeizuführen. Mir ist das Gleiche, unter Anwendung niedriger Temperatur im Eisschrank, bei Photob. javanense, dessen Leuchtkraft, als ich es erhielt, fast erloschen war, gelungen. Dabei ist zu bemerken, daß ich die Kultur dieses Organismus bei Temperaturen hielt, die gerade noch ein langsames Wachstum gestatteten (10—12° C). Die Kolonien leuchteten bei dieser Temperatur nicht, wurden aber nach wenigen

1) Mir war die Originalarbeit nicht zugänglich, und ich muß deshalb diese Angaben nach LUDWIG's Referat im Centralbl. f. Bakt., Bd. XII, p. 656, machen. Dagegen habe ich die Art durch Vermittelung KRÁL's erhalten und wenigstens bei —6° noch längere Zeit Lichtentwickelung gesehen.

Minuten im warmen Zimmer matt leuchtend. Von der am stärksten leuchtenden Kolonie ausgehend, wurden wieder Platten angelegt und im Eisschrank während der heißen Sommermonate gehalten. Auch hier blieben die Kolonien dunkel, und erst bei Erwärmung im Zimmer fingen einzelne an zu leuchten, aber schon merklich stärker als das erste Mal. Bei fortgesetzter Uebertragung der am stärksten leuchtenden Kolonien erhielt ich schließlich wieder eine ziemlich gut leuchtende Form, die jedoch über eine bestimmte Grenze in ihrem Leuchtvermögen nicht hinauszubringen war und nicht entfernt die Leuchtkraft von Micrococcus Pflügeri erreichte.

Die Ernährungsbedingungen, die für ein Zustandekommen starker Lichtentwickelung erforderlich sind, sind besonders von BEYERINCK untersucht worden. Da es bekannt war, daß hauptsächlich Meeresprodukte leicht zur Entwickelung von Leuchtbakterien neigen, so hatte man schon längst das Salz als einen hervorragenden Faktor bei der Lichtentwickelung angesehen. BEYERINCK verwendet deshalb überhaupt von vornherein Meerwasser zur Herstellung der Kulturmedien für Leuchtbakterien. Er kocht Fische mit Meerwasser und setzt diesem Absud 8 Proz. Gelatine, $^1/_2$ Proz. Asparagin und 1 Proz. Glycerin hinzu; auch $^1/_2$—1 Proz. Pepton wird zweckmäßig zugesetzt. Zuckerzusatz ist im allgemeinen zu vermeiden; die meisten Leuchtbakterien sind sehr empfindlich dagegen und reagieren schon auf geringe Mengen mit Verminderung des Leuchtens; namentlich gilt dies von Ph. luminosum und indicum, welche besonders an Pepton und Eiweißstoffe gebunden sind. Diese vergären auch keine Kohlehydrate, wogegen Ph. Pflügeri Glykose und Lävulose, Ph. phosphorescens außerdem auch noch Maltose vergären. Die beiden ersteren sind obligat aërob, die letzteren können auch anaërob wachsen, jedoch ohne Lichtentwickelung.

Das Licht der einzelnen Arten erscheint schon dem bloßen Auge verschieden. LUDWIG (29) vergleicht das Licht des Micrococcus Pflügeri mit dem auf eine weiße Wand fallenden Vollmondlicht: andere Arten zeigen ein mehr gelbliches Licht. Es scheint jedoch, daß auch die Zusammensetzung des Nährbodens auf die Farbe des Lichtes einen gewissen Einfluß ausübe. Mir selbst ist es nicht gelungen, die Arten nach der Farbe des Lichtes wiederzuerkennen, und ich möchte, da ich mit recht farbenempfindlichen Augen begabt bin, annehmen, daß das Licht der einzelnen Arten unter anderen Verhältnissen auch einen anderen Farbenton zeigt. Die Spektra sind bisher nur von wenigen Arten untersucht worden. LUDWIG fand bei M. Pflügeri ein kontinuierliches Spektrum von C bis ins Violette. Das Licht drang am besten durch Blau, dann durch Gelb, Grün, Violett: Rot war undurchlässig. BEYERINCK fand ein kontinuierliches Spektrum zwischen D und G.

Schließlich sei noch erwähnt, daß die meisten Leuchtbakterien leicht Involutionsformen bilden, und dies um so mehr, als ihnen unsere künstlichen Züchtungsmethoden doch nur sehr unnatürliche Lebensverhältnisse bieten. Schon BEYERINCK bemerkt, daß ein Zusatz von 4 Proz. Glykose bei Ph. indicum eine vollständige Deformation der Zellen bedingt, sie sehen dann aus wie kleine unregelmäßige Protozoen, ohne daß sie dabei ihr Leuchtvermögen eingebüßt hätten. Für andere Arten giebt er an, daß sie bald gerade, bald gebogene Stäbchen oder Fäden und Schrauben bilden. Noch weiter geht FISCHER in der

Annahme verschiedener Formen für eine Art. In allen Fällen, in denen ich Gelegenheit hatte, solche scheinbar pleomorphe Arten zu untersuchen, zeigte sich, daß die Vielgestaltigkeit nichts weiter als die Reaktion auf die ungewohnten und unnatürlichen Lebensverhältnisse war, Involutionsformen, wie wir sie bei vielen anderen ähnlich empfindlichen Arten in gleichem Grade wiederfinden.

Litteratur.

1) **Bancel et Husson**, *Sur la phosphorescence de la viande de hommard*, *Compt. rend.* 1879 *Bd. LXXXVIII.*
2) **Beyerinck, M. W.**, *Les bactéries lumineuses dans leurs rapports avec l'oxygène*, *Archives Neerlandaises T. XXIII p.* 416
3) — — *Le photobacterium luminosum, bactérie lumineuse de la mer du nord*, *Archives Néerlandaises T. XXIII* 1889 *p.* 104.
4) — — *Over lichtroedsel en plastisch roedsel van lichtbacterien*, *Mededeelingen der Koninklijke Akademie van Wetenschappen, Afdeeling Natuurkunde* 2. *Reeks Deel VII, Amsterdam* 1890.
5) **Billet**, *Contribution à l'étude de la morphologie et du développement des Bactériacées*, *Bull. scient. de la France et de la Belgique t. XXI* 1891 *p* 1.
6) **Cohn, F.**, *Briefliche Mitteilungen an J. Penn, abgedruckt in Vezameling van stukken betreffende het geneeskundig staatstoezicht in Neederland, Jaarg.* 1878 *p.* 126, *citiert nach Schröter, Pilze in Kr. Flora v. Schlesien p.* 146.
7) **Dubois, R.**, *Sur le rôle de la symbiose chez certaines animaux marins lumineux*, *Compt. rend. T. CVII* 1888 *p.* 502.
8) — — *Nouvelles recherches sur la production de la lumière par les animaux et les végétaux*, *Compt. rend. T. CXI* 1890 *p.* 363.
9) **Duclaux**, *Sur les microbes phosphorescents*, *Annales de l'Institut Pasteur T. I* 1887 *No.* 10.
10) **Eijkman, C.**, *Lichtgevende Bakterien, Jaarverslag. van het Laboratorium voor pathologische Anatomie en Bakteriologie te Weltfreden over het Jaar* 1891 (*Geneeskundig Tijdschrift voor Neederl. Ind. Bd. XXXII No.* 4 [1892] *p.* 169), *Ref. Centralbl. f. Bakt. Bd. XII p.* 656.
11) **Fischer, B.**, *Ueber einen lichtentwickelnden im Meerwasser gefundenen Spaltpilz*, *Zeitschr. f. Hygiene Bd. II* 1887.
12) — — *Ueber einen neuen lichtentwickelnden Spaltpilz*, *Centralbl. f. Bakt. Bd. III* 1888 *No.* 14 *u.* 15.
13) — — *Bakterienwachstum bei* 0°, *Centralbl. f. Bakt. Bd. IV* 1888 *No.* 3.
14) — — *Die Bakterien des Meeres nach den Untersuchungen der Planktonexpedition, Kiel u. Leipzig* 1894.
15) **Forster**, *Ueber einige Eigenschaften leuchtender Bakterien*, *Centralbl. f. Bakt. Bd. II* 1887 *No.* 12.
16) — — *Ueber die Entwickelung von Bakterien bei niederer Temperatur*, *Centralbl. f. Bakt. Bd. XII* 1892 *p.* 431.
17) **Gadeau de Kerville, H.**, *Les végétaux et les animaux lumineux*, *Paris* 1890, *Baillière fils.*
18) **Giard, A.**, *Sur l'infection phosphorescente des Talitres et autres Crustacées*, *Paris* 1889.
19) — — *Nouvelles recherches sur les bactéries lumineuses pathogènes*, *Compt. rend. de la Soc. de biologie* 1890 *No.* 14.
20) **Giard et Billet**, *Observations sur la maladie phosphorescente des Talitres et autres Crustacées*, *Compt. rend. de la Soc. de biologie* 19. *Oct.* 1889.
21) **Hermes**, *Der leuchtende Nordseebacillus.*
22) **Kats, O.**, *Preliminary remarks on phosphorescent Bacteria*, *Proceedings of the Linn. Soc. of New South Wales, Ser. II Vol. II* 1897 *Part. II u IV.*
23) — — *Zur Kenntnis der Leuchtbakterien*, *Centralbl. f. Bakt. Bd IX* 1891 *p.* 157.
24) **Kutscher**, *Zur Phosphorescenz der Elbvibrionen*, *Centralbl. f. Bakt. u Parasitenk. Bd. VIII* 1890 *p.* 424.
25) — — *Ein Beitrag zur Kenntnis der den Choleravibrionen ähnlichen Wasserbakterien*, *Deutsche med. Wochenschr.* 1893 *No.* 49.

26) **Lassar, O.**, *Die Mikrokokken der Phosphorescenz, Pflüger's Archiv f. d. gesamte Physiologie Bd. XXI* 1880 *p.* 104.
27) **Lehmann, K. B.**, *Studien über Bacterium phosphorescens, Centralbl. f. Bakt. Bd. V* 1889 *No.* 24.
28) **Ludwig, F.**, *Ueber die Phosphorescenz der Pilze und des Holzes, Inaug.-Dissert., Hildburghausen* 1874.
29) — — *Ueber die spektroskopische Untersuchung photogener Pilze, Zeitschr. f. Mikroskopie Bd. I* 1884.
30) — — *Micrococcus Pflügeri, Hedwigia* 1884 *No.* 3.
31) — — *Die bisherigen Untersuchungen über photogene Bakterien, Centralbl. f. Bakt. Bd. II* 1887 *No.* 13 *u.* 14.
32) — — *Ueber die Phosphorescenz von Gryllotalpa vulgaris, Centralbl. f. Bakt. Bd. IX* 1891 *p.* 561.
33) **Müesch**, *Ueber das leuchtende Fleisch gestorbener Tiere, Cosmos les Mondes, Revue hebd. des sc.* 1878.
34) — — *Ueber leuchtende Bakterien, Helvetia* 1885.
35) **Pflüger**, *Die Phosphorescenz lebender Organismen und ihre Bedeutung für die Prinzipien der gesamten Respiration, Archiv f. d. gesamt. Physiologie Bd. X* 1874 *p.* 275.
36) — — *Ueber die Phosphorescenz verwesender Organismen, Archiv f. d. gesamt. Physiologie Bd. XI* 1875 *p.* 222.
37) **Russell, H. L.**, *Impfungsversuche mit Giard's pathogenem Heubacillus, Centralbl. f. Bakt. Bd. XI* 1892.
38) **Tollhausen, Peter**, *Untersuchungen über Bacterium phosphorescens Fischer, Inaug.-Dissert. Würzburg* 1889.

8. Kapitel. Die Schwefelbakterien.

Die Schwefelbakterien bilden eine eigenartige Gruppe, deren äußerlich charakteristisches Merkmal allerdings auf einem rein physiologischen Moment, der Speicherung des Schwefels und der Zersetzung des Schwefelwasserstoffs beruht, deren innere Zusammengehörigkeit jedoch durch ihre von den eigentlichen Bakterien durchaus abweichende Organisation des Zellinhaltes dokumentiert wird.

Ich habe früher (28) die Schwefelbakterien einfach, soweit sich dies thun ließ, den entsprechenden Gattungen der anderen Bakterien als Sektionen eingegliedert. Es hat sich mir jedoch während des Druckes dieser Arbeit die Ueberzeugung aufgedrängt, daß ihre Organisationsverhältnisse einerseits sehr gleichartige, andererseits aber denen der echten Bakterien durchaus unähnliche sind. Zu dieser Anschauung haben mich nicht nur eigene Untersuchungen über die Schwefelbakterien, zu denen ich im letzten Jahre mehrfach Gelegenheit hatte, sondern insbesondere auch die Arbeiten BÜTSCHLI's (2—4) und FISCHER's (19—22) gebracht. Ich fasse deshalb die Schwefelbakterien als eigene Gruppe, Thiobacteria, auf, welche den echten Bakterien, Eubacteria, gegenüberzustellen sind und ihre Stellung zwischen diesen und den Spaltalgen einnehmen. Sie zeigen in der That im Bau ihrer Protoplasten eine solche Annäherung an die Spaltalgen, daß sie den Uebergang von den echten Bakterien zu jenen vermitteln.

In physiologischer Hinsicht sind sie nicht minder ausgezeichnet. Die kleinen Körnchen, die zuerst KRAMER als Schwefel erkannte und deren Schwefelnatur von COHN, WINOGRADSKY und BÜTSCHLI bestätigt wurde, stehen zu einer physiologischen Leistung dieser Organismen in Beziehung, wie sie bei keinen anderen lebenden Wesen wieder gefunden wird.

Daß die Beggiatoen besonders häufig in Schwefelthermen auftreten, wo sie oft massenhaft allen Gegenständen anhaften, daß sie in ihrem Innern Schwefelkörner besitzen und daß überall, wo sie in größerer Häufigkeit auftreten, Schwefelwasserstoff sich bemerkbar macht, mußte unwillkürlich zu dem Gedanken führen, daß sie zu diesem Gas in irgend welchen Beziehungen stehen. COHN (7, 8) war der erste, der diese Beziehungen zu erforschen suchte. Er fand, daß das Thermalwasser von Landeck in verschlossener Flasche an Schwefelwasserstoffgehalt zunahm, während sich der Geruch verlor, wenn die Flüssigkeit in eine Schale gegossen wurde, um die Algen zu untersuchen, sich aber wieder erzeugte, wenn die Algen in die Flasche zurückgegossen wurden. Er schloß daraus, „daß der im Landecker Wasser frei vorkommende Schwefelwasserstoff seinen Ursprung dem Einfluß der Algen verdanke, welche durch ihren Vegetationsprozeß die in der Quelle aufgelösten Schwefelverbindungen zersetzen". Er stützt sich dabei auf eine Untersuchung LOTHAR MEYER's (27), welcher wahrnahm, daß das Wasser der Landecker Thermen nach viermonatlichem Stehen mit den Algen die fünffache Menge Schwefelwasserstoff enthielt als in freiem Zustande. Deshalb hält MEYER es auch für sehr wahrscheinlich, daß die Algen die im Wasser enthaltenen schwefelsauren Salze zu Schwefelwasserstoff, resp. Schwefelnatrium zu reduzieren vermögen und daß das Wasser seinen Schwefelwasserstoffgehalt überhaupt jenen Algen verdanke. COHN nahm ferner wahr, daß in Seewasseraquarien Schwefelwasserstoffentwickelung eintrat, sobald sich die weißen, schneeflockenartigen Ueberzüge von Beggiatoen zeigten (6). In zwei anderen Arbeiten (5, 10) war er dann zu der Vermutung gelangt, daß aller freier Wasserstoff in Mineralquellen und Thermen durch Beggiatoen und andere Oscillarien erzeugt würde. Das Fehlen der Beggiatoen in den Thermen von Johannisbad bedingt nach seiner Meinung auch das Fehlen des Schwefelwasserstoffes in dem Thermalwasser (8 p. 34). Er erwähnt auch schon hier, daß er in einer Wasserprobe von der seeländischen Küste, die er von WARMING erhielt, außer Beggiatoen auch Monaden und sehr große Spirillen fand, die sämtlich in ihrem Innern Schwefelkörner enthielten, und dies führt ihn zu der Ansicht, daß „wahrscheinlich alle mikroskopischen Pflanzen und Tiere, welche in HS-haltigem Wasser leben und deren Inhalt durch die dunklen Körnchen auffallend charakterisiert ist, regulinischen Schwefel in ihren Zellen abscheiden".

Später kommt COHN (11) noch einmal auf das Verhältnis der Beggiatoen zu dem Schwefelwasserstoff zu sprechen und glaubt dabei annehmen zu können, daß sich auch die pfirsichblütroten Organismen ähnlich wie die Beggiatoen verhalten. Er schließt sich auch hier der Ansicht LOTHAR MEYER's an, daß der Schwefelwasserstoff in den Schwefelthermen auf eine durch die Beggiatoen bewirkte Reduktion von Sulfaten zurückzuführen sei. Er giebt an, daß die Beggiatoen und die roten Fäulnisorganismen in einem Wasser sich zu entwickeln vermögen, welches Schwefelwasserstoff bis zur Sättigung gelöst enthält, und da in solchem Wasser kein freier Sauerstoff vorhanden sein kann, so müssen diese Organismen auch bei Sauerstoffmangel existieren können. Für COHN ist also das Vorhandensein von Schwefelwasserstoff nicht eine Bedingung, sondern eine Folge des Vorhandenseins von Schwefelbakterien.

Zu dem gerade entgegengesetzten Resultat kam WINOGRADSKY;

er weist nach, daß Beggiatoen erst in einem Wasser auftreten, welches eine gewisse Menge Schwefelwasserstoff enthält. Auch er hält es für feststehend, das die Reduktion von Sulfaten durch lebende Wesen bewirkt wird, aber er hält es nicht für bewiesen, daß diese Reduktion durch die Beggiatoen bewirkt werde. Wenn auch ÉTARD und OLIVIER (18) beobachteten, daß Beggiatoen, welche in sulfatfreiem Wasser kultiviert wurden, ihre Körnchen verloren und nach Zusatz von Gips wiederbekamen, so mißt er diesen Beobachtungen ebensowenig Beweiskraft zu, wie den experimentellen Beobachtungen PLAUCHUD's, welcher in einer Lösung von Calciumsulfat mit wenig organischen Stoffen durch Uebertragung minimaler Mengen von Algen einer Schwefelquelle Schwefelwasserstoffentwickelung hervorrufen konnte. Er kommt im Gegenteil (35, p. 496) zu der Ueberzeugung, daß Beggiatoa keinen Anteil an der Sulfatreduktion und Schwefelwasserstoffentbindung nimmt und daß vielmehr der Schwefel im Plasma der Beggiatoen durch Oxydation von Schwefelwasserstoff eingelagert wird.

Bei seinen Untersuchungen bediente er sich einer ausgezeichneten Kulturmethode, die mit absoluter Sicherheit, wenn auch bei dem langsamen Wachstum der Beggiatoen erst nach längerer Zeit, zur üppigen Entwickelung dieser Organismen führt. Er zerschnitt frisch aus einem Sumpfe entnommene Rhizome einer Wasserpflanze, am besten Butomus umbellatus, in kleine Stücke und legte davon einige in ein tiefes Gefäß, worein er mit etwas Gips vermischtes Brunnenwasser goß. Nach 5—6 Tagen beginnt ein schwacher, allmählich immer stärker werdender Geruch nach Schwefelwasserstoff aufzutreten, ohne daß jedoch eine merkliche Entwickelung von Beggiatoen eingetreten wäre. Im Dunklen gehalten, entwickelt sich monatelang ununterbrochen Schwefelwasserstoff, bis der ganze Gips zersetzt ist. Gleichzeitig bildet sich an der Oberfläche ein Schwefelhäutchen; im Licht dagegen entwickeln sich Oscillarien und grüne Bakterien, und die Schwefelwasserstoffentwickelung hört nach einiger Zeit auf. Nach 4 Wochen erst bemerkt man eine deutliche Zunahme der Beggiatoafäden, und nach 2 Monaten haben sie sich sehr reichlich vermehrt und bilden an den Glaswänden nahe der Oberfläche zarte weiße Netze. Werden die Butomusstücke, ehe sie zu den Kulturen verwendet werden, erst einige Minuten in kochendes Wasser getaucht und dann dem gipshaltigen Brunnenwasser zugesetzt, so tritt zwar der Schwefelwasserstoffgeruch in derselben Weise auf, die Beggiatoen aber bleiben aus. WINOGRADSKY schließt daraus, daß die Beggiatoen an der Schwefelwasserstoffbildung nicht beteiligt seien, denn die Beggiatoen, welche dem Brunnenwasser fehlen und nur an den Butomusstücken haften, werden durch das kochende Wasser vernichtet, sie entwickeln sich nicht, und dennoch tritt Sulfatreduktion wie gewöhnlich ein.

WINOGRADSKY stellte ferner fest, daß der Schwefelgehalt der Beggiatoafäden kein morphologisches Merkmal sei, nach welchem sich einzelne Arten unterscheiden lassen. In Brunnenwasser kultiviert, haben sie schon nach 24 Stunden ihren gespeicherten Schwefel zum größten Teil verloren. Daß der Schwefel in den Fäden durch Oxydation des Schwefelwasserstoffs und nicht durch Zersetzung von Sulfaten gebildet wird, konnte er dadurch nachweisen, daß schwefelarme Fäden in Schwefelwasserstoffwasser sehr rasch wieder Schwefel speichern, dagegen nicht in Gipslösungen, wenn die dabei verwendeten

Objektträgerkulturen rein waren und möglichst wenig andere Bakterien enthielten.

Dagegen ging aus seinen Untersuchungen unzweifelhaft hervor, daß die Beggiatoen Sulfate zu bilden vermögen, indem sie den in ihrem Innern gebildeten Schwefel zu Schwefelsäure oxydieren. Sie brauchen deshalb auch gewisse Mengen kohlensauren Kalk im Wasser. Zu dieser Oxydation des Schwefels ist nun natürlich freier Sauerstoff nötig, was mit dem Vorhandensein größerer Mengen Schwefelwasserstoff im Wasser nicht gut in Einklang zu bringen ist. WINOGRADSKY fand jedoch, daß in Beggiatoakulturen, die dem Licht ausgesetzt waren, sich regelmäßig grüne oder phycochromhaltige Organismen entwickelten, die den für den Oxydationsprozeß des Schwefels nötigen Sauerstoff lieferten. In verdunkelten Kulturen kam es jedoch nur dicht unter der Oberfläche, wo der atmosphärische Sauerstoff noch Zutritt hat, zur Entwickelung der Beggiatoen, in einer Zone, wo trotz des vorhandenen Schwefelwasserstoffs noch eine gewisse Sauerstoffspannung vorhanden ist, die für die oxydierende Thätigkeit der Beggiatoen genügt. Denn wenn diese auch nicht ohne Sauerstoff zu existieren vermögen, so kommen sie doch offenbar mit sehr geringen Mengen aus. Indessen sind die Beggiatoen auch gegenüber einem zu großen Schwefelwasserstoffgehalt sehr empfindlich und können nicht, wie COHN annahm, in einem mit H_2S gesättigten Wasser leben, sondern sterben im Gegenteil rasch darin ab.

Die Frage, wozu die Beggiatoen zuerst den Schwefelwasserstoff und dann den abgeschiedenen Schwefel oxydieren, erklärt WINOGRADSKY damit beantworten zu müssen, daß dieser Prozeß bei den Schwefelbakterien an die Stelle der Atmung anderer Organismen tritt und als Kraftquelle dient. Wie bei anderen Wesen durch Oxydation von Kohlenstoffverbindungen die nötige Wärme gewonnen würde, so geschähe dies bei den Schwefelbakterien durch die Oxydation des Schwefels.

Wir haben hiernach in den Schwefelbakterien Organismen zu erblicken, die durch ihre physiologischen Leistungen eine ziemlich isolirte Stellung einnehmen und höchstens mit den Nitrobakterien eine gewisse Verwandtschaft besitzen. Vielleicht ist auch die Anaërobiose bis zu einem gewissen Grade ein ähnlicher Prozeß, wenigstens insofern, als die Kraftquelle bei den anaëroben Arten nicht ausschließlich in direkten Oxydationsprozessen, bei denen atmosphärischer Sauerstoff nötig ist, zu suchen ist.

Aehnlich wie bei den Beggiatoen verläuft nun dieser Prozeß nach WINOGRADSKY auch bei allen anderen Arten, welche im Zellinhalt Schwefel speichern, und er faßt deshalb alle durch dieses Merkmal ausgezeichneten Organismen unter dem gemeinsamen Namen der „Schwefelbakterien" zusammen.

Auch über die Beschaffenheit der „Schwefelkörnchen" geben die Untersuchungen WINOGRADSKY's Aufschluß. Was dem Auge bei mikroskopischer Betrachtung als Körnchen erscheint, ist nach ihm nicht krystallinischer oder auch nur fester Schwefel, sondern die weiche, zähflüssige Modifikation desselben, die im Schwefelkohlenstoff löslich ist. Dagegen geht in abgestorbenen Beggiatarfäden sehr rasch eine Umwandlung dieser Tröpfchen in festen krystallinischen Schwefel vor sich.

Ueber den Bau der Zelle bei den Schwefelbakterien, über morpho-

logische, entwickelungsgeschichtliche und systematische Fragen ist das Nötige teils bereits in früheren Kapiteln gesagt, teils wird im speciellen Teil weiter darauf einzugehen sein.

Diesen Schwefelbakterien als Sulfatbildnern steht eine andere äußerlich nicht scharf begrenzte Gruppe als Sulfatzerstörer gegenüber, die in die Reihen der echten Bakterien gehören.

Daß eine Sulfatzersetzung unter Entbindung von Schwefelwasserstoff durch Bakterien überhaupt stattfindet, war längst bekannt und auch durch die Untersuchungen WINOGRADSKY's bestätigt worden. Aber man hatte früher eben die Beggiatoen dafür verantwortlich gemacht, was sich schließlich als falsch herausstellte. Auch jetzt kennen wir von den Sulfatzerstörern nur eine einzige Art genauer, welche BEYERINCK (1) als Spirillum desulfuricans beschreibt und welche zu den streng anaëroben Arten gehört, unter denen wahrscheinlich überhaupt die eigentlichen Sulfatzerstörer zu suchen sind.

Im übrigen ist die Reduktion von Sulfaten ein jedenfalls sehr weit verbreiteter und allgemeiner Prozeß. Die Schwefelwasserstoffentbindung ist auch durchaus nicht bloß auf die Sulfatzersetzung beschränkt, sondern ist ein ganz gewöhnlicher Prozeß bei der Fäulnis der Eiweißkörper, wie bereits (p. 303) erwähnt. Ebenso vermögen HOLSCHEWNIKOFF's (24) Bacterium sulfureum und ZELINSKY's (37) Bacterium hydrosulfureum ponticum! aus Natriumthiosulfat Schwefelwasserstoff zu entwickeln.

Zur Ermittelung der Schwefelwasserstoff entwickelnden Arten eignen sich sehr gut Kulturen in Eisengelatine nach FROMME (23), eine gewöhnliche mit 3 Proz. Eisensaccharat oder Eisentartrat versetzte Nährgelatine, in welcher bei Entwickelung von Schwefelwasserstoff schwarzes Schwefeleisen ausgefällt wird. Zur Unterscheidung der Arten haben derartige Kulturen bisher noch nicht gedient, würden sich aber jedenfalls sehr gut dafür eignen. Nach PETRI und MAASSEN (31, p. 490 Anmerk.) scheint diese Methode jedoch nicht besonders empfindlich zu sein.

Litteratur.

1) **Beyerinck, W. M.**, *Ueber Spirillum desulfuricans als Ursache von Sulfatreduktion*, *Centralbl. f. Bakt. II. Abt. Bd. I* 1895 *p.* 1.
2) **Bütschli, O.**, *Ueber den Bau der Bakterien und verwandter Organismen*, *Leipzig* 1890.
3) — — *Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma*, *Leipzig* 1892.
4) — — *Weitere Ausführungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien*, *Leipzig* 1896.
5) **Cohn, F.**, *Ueber die Entstehung des Travertin in den Wasserfällen von Tivoli*, *Leonhard's Jahrbücher für Mineralogie* 1864 *p.* 580.
6) — — *Zwei neue Beggiatoen*, *Hedwigia* 1865 *p.* 81.
7) — — *Jahresber. der Schlesischen Gesellsch. f. vaterl. Kultur* 1862 *p.* 83.
8) — — *Ueber die Algen in den Thermen von Johannisbad und Landeck nebst einigen Bemerkungen über die Abhängigkeit der Flora vom Salzgehalt*, *Jahresber. der Schles. Gesellsch. f. vaterl. Kultur* 1874 *p.* 32.
9) — — *in Hedwigia* 1863 *No.* 12 *p.* 80.
10) — — *Beiträge zur Physiologie der Phycochromaceen und Florideen*, *Max Schultze's Archiv f. mikr. Anat. Bd. III Heft* 2 1867.
11) — — *Untersuchungen über Bakterien, II*, *Beiträge zur Biologie Bd. I Heft* 3 (1875) *p.* 156.

12) **Engelmann**, *Bacterium photometricum, ein Beitrag zur Licht- und Farbenperception bei den niedersten Organismen, Pflüger's Archiv* 1883 *Bd. XXX.*
13) — — *Die Purpurbakterien und ihre Beziehungen zum Licht, Bot. Zeitung* 1888 *p.* 661.
14) — — *Ueber Bacteriopurpurin und seine physiologische Bedeutung, Pflüger's Archiv Bd. XLII.*
15) **Engler**, *Ueber die Pilzvegetation des weifsen oder toten Grundes in der Kieler Bucht, Kiel* 1883.
16) **Ehrenberg**, *Ueber die seit 27 Jahren noch wohlerhaltenen Organisationspräparate des mikroskopischen Lebens, Abhandl. der K. Akad. der Wissenschaften zu Berlin* 1862.
17) — — *Die Infusionstierchen als vollkommene Organismen,* 1838.
18) **Etard et Olivier**, *De la reduction des sulfates par les êtres vivants, Compt. rend. T. XCV* 1882.
19) **Fischer, Alfred**, *Die Plasmolyse der Bakterien. Ber. über d. Verhandl. d K. Sächs. Ges. d. Wissensch. zu Leipzig. Math.-phys. Kl. Bd. I* 1891 *p.* 52.
20) — — *Ueber die Geifseln einiger Flagellaten, Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XXVI* 1894 *p.* 187.
21) — — *Untersuchungen über Bakterien, Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XXVII* 1895 *p.* 1.
22) — — *Untersuchungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien.* 1897.
23) **Fromme**, *Ueber die Beziehung des metallischen Eisens zu den Bakterien und über den Wert des Eisens zur Wasserreinigung, Dissert. Marburg* 1891.
24) **Holschewnikoff**, *Ueber die Bildung von Schwefelwasserstoff durch Bakterien, Fortschr. d. Medizin* 1889 *No.* 6.
25) **Lankester, Ray**, *On a peach-coloured Bacterium, Quarterly Journal of microsc. sc. New Series Vol. XIII* 1873 *p.* 408.
26) — — *Further observation on a peach-coloured Bacterium, Quartaly Journal of micr. sc. New Series Vol. XVI* 1876.
27) **Meyer, Lothar**, *Chemische Untersuchung der Thermen zu Landeck in der Grafschaft Glatz, Journ. f. prakt. Chemie Bd. XCI No.* 1.
28) **Migula**, *Schizomycetes in Engler und Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien* 1895.
29) **Morren, Charles**, *Recherches sur la rubéfaction des eaux, Mém. de l' Acad. de Bruxelles 7. Febr.* 1841 *p.* 70.
30) **Perty**, *Zur Kenntnis kleinster Lebensformen, Bern* 1852.
31) **Petri** *und* **Maassen**, *Weitere Beiträge zur Schwefelwasserstoffbildung anaërober Bakterien und kurze Angaben über Methylmercaptanbildung derselben, Arbeiten aus dem Kais. Gesundheitsamt Bd. IX* 1893 *p.* 490.
32) **Plauchud**, *in Comptes rendus* 1878.
33) **Schewiakoff**, *Ueber einen neuen bakterienähnlichen Organismus des Süfswassers, Heidelberg* 1893.
34) **Warming, Eugen**, *Om nogle ved Danmarks Kyster levende Bakterier, Kjöbenhavn* 1876.
35) **Winogradsky**, *Ueber Schwefelbakterien, Botanische Zeitung* 1887 *No.* 31—37.
36) — — *Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Bakterien Heft* 1, 1888.
37) **Zelinsky**, *Ueber Schwefelwasserstoffgärung im Schwarzen Meere und den Limans von Odessa, Fortschr. d. russ. chem. und phys Gesellsch. Bd. XXV* 1893 *Heft* 5 (*russisch*), *cit. nach Frankland, Microorganisms in water* (1894) *p.* 458.
38) **Zopf, W.**, *Zur Morphologie der Spaltpflanzen, Leipzig* 1882.
39) — — *Die Spaltpilze III. Auflage* 1885.
40) — — *Zur Kenntnis des regressiven Entwickelungsvorganges der Beggiatoen nebst einer Kritik der Winogradsky'schen Auffassung betreffs der Morphologie der roten Schwefelbakterien, Beiträge zur Phys. und Morph. niederer Organismen, Heft* 5, 1895 *p.* 37.

Kapitel 9. Die Eisenbakterien.

Als Eisenbakterien faßt man mit WINOGRADSKY jene Organismen zusammen, welche zu den höchstentwickelten Bakterien gehören und in ihren Scheiden Eisenoxyd abzulagern vermögen. Als solche sind uns im wesentlichen 4 Arten bekannt; Leptothrix ochracea, Cladothrix dichotoma, Crenothrix polyspora und Gallionella ferruginea, über

welche letztere jedoch hinsichtlich der systematischen Stellung noch keine Sicherheit erzielt ist.

Die Thatsache, daß man überall, wo man die Ockerniederschläge eisenhaltiger Wässer bemerkt, auch Vertreter der oben genannten Eisenbakterien wahrnimmt, leitet schon darauf hin, daß diese Organismen, wenn sie auch unabhängig von dem Eisengehalt des Wassers leben können, doch in eisenhaltigen Gewässern ganz besonders die Bedingungen ihres Gedeihens finden. Der erste, der auf die Beziehungen dieser Arten zum Eisen aufmerksam machte, war COHN (2, p. 119) gelegentlich seiner Beschreibung von Crenothrix.

Er fand die Scheiden von Crenothrix anfangs farblos, erst später wurden sie gelb und braun, und diese Färbung rührt, wie er mit Blutlaugensalz und Salzsäure nachwies, von ausgeschiedenem Eisenoxydhydrat her. Allerdings fand er die Färbung auch bewirkt durch „eine eigentümliche, das Licht stark brechende, hell- oder dunkelgoldgelbe, ölartig aussehende, klare Substanz, welche die Fäden auf weite Strecken mehr oder minder gleichmäßig oder in knotigen Anschwellungen einhüllt, in Salzsäure gelöst wird und durch Zusatz von Blutlaugensalz sich eisenhaltig erweist". Die Zellen selbst enthalten kein Eisen und haben auch keine Färbung. Er nimmt an, daß die Ablagerung des Eisenoxydhydrates in den Scheiden durch die Vegetationsthätigkeit der Zellen in ähnlicher Weise stattfindet, wie die Kieselerde in den Panzern der Diatomeen oder der kohlensaure Kalk in den Zellmembranen der Melobesiaceen. Er hält auch für wahrscheinlich, daß die braune Färbung der Scheiden von Nostochineen und Scytonemeen und der Gallertstielchen von Anthophysa vegetans [1]) ebenfalls von eingelagertem Eisen herrührt. Später beschrieb COHN (3) eine andere Eisenbakterienart (Cladothrix dichotoma), erwähnt jedoch nicht deren Beziehungen zum Eisen.

ZOPF führte dann die Untersuchungen über Eisenbakterien weiter fort. In seiner ersten Arbeit (7) behandelt er hauptsächlich die Entwickelungsgeschichte von Crenothrix polyspora, ohne auf ihr Verhältnis zu dem Eisengehalt des Wassers näher einzugehen. In seiner zweiten Arbeit (8) kommt er auf die Eisenablagerung in den Scheiden zu sprechen. Er hält die Ansicht COHN's nicht für richtig, sondern glaubt in der Eisenablagerung nur einen rein mechanischen Vorgang erblicken zu sollen, weil nach seinen Beobachtungen auch leere, farblose Scheiden sich noch nachträglich färben, wenn sie in eisenhaltiges Wasser kommen. An dieser Auffassung hält er auch in seinen Spaltpilzen (9) fest.

Zu ganz anderen Resultaten kam WINOGRADSKY (6). Er glaubt, daß die Eisenbakterien besonders Eisenoxydul im Wasser zu ihrem Leben brauchen und daß die Zersetzung dieser Körper in ihrem Leben eine ähnliche Rolle spiele, wie der Schwefelwasserstoff im Leben der Schwefelbakterien. Er fand zunächst, daß sich farblose, aber lebende Fäden im Wasser, welches frei von Eisenoxydul war,

1) Bezüglich der Braunfärbung der Gallertstielchen dieser Flagellaten habe ich mich wiederholt davon überzeugt, daß sie auf ausgeschiedenem Eisenoxydhydrat beruht. Aber die Braunfärbung entschwand nicht vollständig auf den Zusatz von Salzsäure, so daß möglicherweise noch ein anderer färbender Stoff vorhanden war. Dagegen gelang mir keine Eisenreaktion bei braunen Scytonema-Scheiden.

nachträglich nicht färbten, aber sehr bald eine gelbe bis braune Farbe annehmen, wenn Eisenoxydul zugeführt wurde. Er fand ferner, daß farblose Scheiden sich im Wasser mit kohlensaurem Eisenoxydul nur an den Stellen braun färbten, wo noch lebende Zellen im Innern der Scheide vorhanden waren. Daraus schließt er, daß die Ablagerung des Eisenoxydhydrats in den Scheiden nur infolge der Lebensäußerungen der Zellen erfolge, wie es bereits von COHN angenommen war, und nicht, wie ZOPF glaubte, ein rein mechanischer Vorgang sei. Er fand ferner, daß Leptothrix ochracea überhaupt nicht ohne Zufuhr von Eisenoxydul wachsen und daß Eisenoxyd nicht an Stelle des Eisenoxyduls treten könne.

Sehr verschieden von diesen Resultaten erscheinen diejenigen, welche MOLISCH (4) bei seinen Untersuchungen erhalten hatte. Er fand zunächst, daß die braune Farbe der Scheiden nicht ausschließlich auf die Einlagerung von Eisen zurückzuführen sei, sondern er vermutet, daß noch ein anderer bräunlicher Farbstoff vorhanden sei. Ferner stellte er fest, daß die von ihm hauptsächlich untersuchte Leptothrix ochracea auch sehr gut ohne die geringsten Eisenmengen sich zu entwickeln vermöge und daß damit die Ansicht WINOGRADSKY's, die Oxydation des Eisenoxyduls sei ein wichtiger Lebensprozeß der Eisenbakterien, vollkommen widerlegt sei. Er nimmt an, daß das Eisen zu den Eisenbakterien in demselben Verhältnis stehe, wie die Kieselsäure zu den Gräsern, und daß, wie diese bei reichlichem Vorhandensein von Kieselsäure solche auch reichlich in den Zellmembranen der Oberhaut ablagern, aber auch ohne sie fortkommen, die Eisenbakterien zwar ohne Eisen fortkommen können, aber sobald es ihnen geboten wird, auch reichlich in der Scheide ablagern.

Er bestreitet ferner die Angabe WINOGRADSKY's, daß die Eisenbakterien nur Eisenoxydulverbindungen aufzunehmen vermögen. WINOGRADSKY hatte sich ferner den Vorgang der Abscheidung des Eisenoxydhydrats in der Weise vorgestellt, daß das im Wasser gelöste Eisenoxydul von den Zellen begierig aufgenommen und in eine lösliche Eisenoxydverbindung übergeführt würde. Diese würde aus den Zellen wieder ausgeschieden, von der Scheide zurückgehalten und in derselben in schwerlösliches Eisenoxydhydrat übergeführt. MOLISCH weist dem gegenüber darauf hin, daß man dann doch in den Zellen Eisen müßte nachweisen können, was aber niemals gelänge, und er glaubt vielmehr, daß das Plasma die Scheide nur in einem Zustande erhalte, welcher sie befähige, die Eisenverbindungen aufzunehmen und zu speichern, „daß bei der Eisenspeicherung die Gallerthülle die Hauptrolle spielt, daß diese wie ein Trichter fungiert, in welchem die aufgenommenen Eisenverbindungen zurückgehalten, gespeichert und, wenn notwendig, oxydiert werden, ohne vorher erst in das Innere der Zellen oder, genauer gesagt, in das Plasma einzutreten".

Sehr interessant ist ferner die Beobachtung von MOLISCH, daß die Eisenbakterien auch gewisse Manganverbindungen in ihrer Scheide zu speichern vermögen. Die Speicherung kann so weit gehen, daß die Fäden von Leptothrix 5—10 μ und mehr breit werden, daß also ebenso wie bei der Eisenspeicherung eine mächtige Entwickelung und Ausdehnung der Scheide damit verbunden ist.

WINOGRADSKY hatte am Schluß seiner Arbeit die Vermutung ausgesprochen, daß die Bildung von Raseneisenstein und verwandter Eisenerze auf die Thätigkeit der Eisenbakterien zurückzuführen sei.

MOLISCH untersuchte daraufhin eine große Anzahl solcher Eisenerze und fand unter 34 Proben nur 3, welche Eisenbakterien enthielten, und er schließt daraus, daß diese Organismen nur in einzelnen Fällen einen hervorragenden Anteil an der Bildung dieser Erze hätten.

Die Kultur der Eisenbakterien ist an verhältnismäßig leicht zu erfüllende Bedingungen geknüpft und durchaus einfach. Ein vorzügliches Verfahren teilt WINOGRADSKY mit, welches sowohl MOLISCH als auch mir sehr gute Dienste geleistet hat. WINOGRADSKY benutzt etwa 50 cm hohe Glascylinder, in die er eine Hand voll maceriertes und in sehr viel Wasser ausgekochtes Heu legt, etwas frischgefälltes Eisenoxydhydrat darauf schüttet und dann dieselben mit Brunnenwasser anfüllt. In solchen Kulturen stellt sich fast regelmäßig Leptothrix ochracea, häufig auch Cladothrix dichotoma, seltener, ihrem beschränkteren Verbreitungsgebiet entsprechend, Crenothrix ein. BÜSGEN (1) züchtete Cladothrix dichotoma in der Weise, daß er Bechergläser von $^1/_2$ l Inhalt mit einer Lösung von Fleischextrakt in Brunnenwasser füllte und einen Cladothrixbüschel hineinwarf. Nach 2—3 Tagen wird die Flüssigkeit, die übrigens durch den Fleischextrakt kaum gefärbt sein darf, abgegossen und durch frische ersetzt. Um Reinkulturen zu gewinnen, verwendet er eine nicht zu konsistente, mit wenig Fleischextrakt versetzte Gelatine, auf der es ihm gelang, die Fäden der Cladothrix zum Wachstum zu bringen. BÜSGEN ist zweifellos der erste gewesen, dem es gelang, die Cladothrix in ähnlicher Weise rein zu züchten, wie andere Bakterien, denn alle Kulturen, die bisher unter dem Namen Cladothrix in den verschiedenen bakteriologischen Laboratorien gezüchtet wurden, sind Hyphomyceten, und keine Cladothrix.

Wenden wir uns zum Schluß noch zu einigen streitigen Punkten der systematischen Stellung und der Morphologie der Eisenbakterien. Leptothrix ochracea, die am längsten bekannte Art, wurde früher allgemein zu den Algen gestellt, wie sie auch den Namen einer Algengattung trägt. Ebenso hat COHN seine Crenothrix als Alge bezeichnet. Wir fassen diese Organismen nicht als Spaltalgen, sondern als Bakterien auf, und zwar als deren am höchsten entwickelte Glieder; ebenso auch Cladothrix dichotoma. ZOPF wollte Leptothrix ochracea und Cladothrix dichotoma miteinander zu einer sehr polymorphen Art vereinigen, ein Versuch, der von WINOGRADSKY mit Recht zurückgewiesen wurde. Ebenso ist die Hineinziehung von Spirillen und z. T. auch von Zoogloeazuständen in den Formenkreis von Cladothrix, wie sie zuerst von CIENKOWSKI, später von ZOPF versucht wurde, als eine durchaus unnatürliche Verquickung verschiedener Organismen zu bezeichnen. Indessen glaube ich, nach einer langjährigen Beobachtung dieser Organismen annehmen zu dürfen, daß das, was wir jetzt als Cladothrix dichotoma bezeichnen, eine Sammelspecies ist und wenigstens 3 verschiedene Arten umfaßt, die auch in ihrem physiologischen Verhalten durchaus verschieden sind. Zwei Arten davon sind z. B. entschieden keine Eisenbakterien und obwohl morphologisch und entwickelungsgeschichtlich sehr ähnlich, doch sofort durch die viel zarteren Scheiden, die auch in eisenhaltigen Wässern sich nicht färben, unterschieden.

Was schließlich Gallionella ferruginea anbetrifft, so bin ich nur einmal in der Lage gewesen, diese Art zu finden und zu beobachten. Da ich von vornherein über ihre morphologischen Verhältnisse etwas

andere Anschauungen hatte als die früheren Beobachter, und deshalb meiner Bestimmung nicht sicher war, hatte Herr Geheimrat COHN, in dessen Institut ich damals arbeitete, die Liebenswürdigkeit, die Richtigkeit meiner Bestimmung zu bestätigen Ich war vielleicht der erste Beobachter, der diese Art mit ZEISS'schen Apochromaten $\left(\frac{2\text{ mm}}{1{,}40\text{ Ap.}}\right)$ untersuchte, und mir erschien damals (1887) dieser Organismus nicht aus einzelnen ovalen Gliedern zusammengesetzt, sondern als ein Faden, dessen beide Hälften schraubenförmig umeinander gewunden waren, wie man dies ähnlich bei sich umeinander schlingenden Zweigen der Aristolochia Sipho oder anderer Schlingpflanzen sieht. Darin wurde ich noch besonders bestärkt, als ich vielfach das umgebogene Ende eine größere Schleife machen sah, in welcher der glatte, Leptothrix-artige Faden frei zu erkennen war. Auch jetzt, nachdem ich das einzige angefertigte und leider nicht besonders sorgfältig behandelte Präparat wiederholt untersucht habe, kann ich zu keiner anderen Auffassung kommen. Ich lasse aber die Möglichkeit selbstverständlich offen, daß mir nicht die echte Gallionella ferruginea vorgelegen hat. Im übrigen glaube ich, daß die von mir beobachtete, aus der Gegend von Trebnitz stammende Eisenbakterie in die unmittelbare Nähe von Leptothrix ochracea gehört, wenn sie auch zweifellos specifisch verschieden ist. Allerdings machen die umeinander geschlungenen Fäden den Eindruck einer aus ovalen Gliedern bestehenden Kette, und nur bei sehr genauer Untersuchung und besonders bei der Betrachtung des umgebogenen, in eine größere Schleife auslaufenden Endes ist man imstande, zu erkennen, daß diese Kette aus zwei umeinander gewickelten Fäden besteht.

Die Kultur von Crenothrix ist neuerdings RÖSSLER (5) auf Ziegelsteinen, die mit etwas Eisenvitriollösung befeuchtet wurden, gelungen; besser gelingt sie an Holzstücken, die auf eisenhaltigem Wasser schwimmen, am besten, wenn sie vor Licht geschützt sind. Gallionella ferruginea habe ich wochenlang in demselben Wasser am Leben erhalten, mit dem ich sie eingesammelt hatte, schließlich aber entwickelten sich sulfatreduzierende Bakterien, und sie ging ebenso wie die gleichzeitig anwesende Leptothrix ochracea rasch zu Grunde.

Litteratur.

1) **Büsgen, M.**, *Kulturversuche mit Cladothrix dichotoma, Berichte der Deutsch. botan. Gesellsch. Bd. XII* 1894 *p.* 147.
2) **Cohn, F.**, *Ueber den Brunnenfaden (Crenothrix polyspora), Beiträge zur Biologie Bd. I Heft* 1 1870.
3) — — *Untersuchungen über Bakterien, II. Beiträge zur Biologie Bd. I Heft* 3 1895 *p.* 185
4) **Molisch, Hans**, *Die Pflanze in ihren Beziehungen zum Eisen, Jena* 1892.
5) **Rössler**, *Ueber Kultivierung von Crenothrix polyspora auf festen Nährböden, Archiv d. Pharmacie Bd. CCXXXIII* 1895 *p.* 189.
6) **Winogradsky**, *Ueber Eisenbakterien, Botan. Zeitung* 1888 *p.* 261.
7) **Zopf, W.**, *Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen über Crenothrix polyspora, Berlin* 1879.
8) — — *Zur Morphologie der Spaltpflanzen, Leipzig* 1882.
9) — — *Die Spaltpilze III. Auflage* 1884.

Kapitel 10. Die Stickstoffbakterien.

Wenn im folgenden eine Anzahl Bakterien unter dem gemeinsamen Namen der „Stickstoffbakterien" zusammengefaßt wurden, deren Beziehungen zum Stickstoff und dessen Verbindungen so grundverschiedener Natur sind, so ist ihnen doch allen gemeinsam, daß sie an dem Kreislauf des Stickstoffs in der organischen Natur in eigenartiger Weise beteiligt sind. Sie bilden durch ihre charakteristischen Fähigkeiten, mit denen sie sich aktiv an den Umwandlungen der Stickstoffverbindungen beteiligen, besondere physiologische Gruppen, welche in systematischer Hinsicht Arten sehr verschiedener Gattungen enthalten können. Da sich aber die Arten hauptsächlich nur durch ihre Beziehungen zum Stickstoff von anderen ähnlichen unterscheiden, so ist es notwendig, diese Eigenschaften, soweit sie für die Unterscheidung der Arten wichtig sind, einer gemeinsamen Besprechung zu unterziehen.

Uebergangen kann hier zunächst die Ernährung der meisten Bakterien durch Eiweißstoffe etc. als Stickstoffquelle werden; es ist dies ein Punkt, der, soweit nötig, bereits in einem früheren Kapitel abgehandelt worden ist, für die Systematik aber überhaupt nur geringe Bedeutung besitzt. Bei diesem Prozeß wird aber nicht nur der für den Aufbau des Bakterienkörpers nötige Stickstoff den organischen Stickstoffverbindungen entzogen, sondern es wird auch noch meist eine große Menge Stickstoff als solcher oder in Form von Ammoniak in gasförmigem Zustande frei, oder er wird als Ammoniumkarbonat wenigstens in weit einfacherer Form gebunden. Diese Spaltung stickstoffhaltiger organischer Verbindungen ist unter den Bakterien äußerst weit verbreitet und besonders auch allen den Arten eigen, die für den Mediziner aus irgend einem Grunde Interesse haben. In der That ist es ja auch eine der wesentlichsten Aufgaben der Spaltpilze im Haushalt der Natur, die angehäuften organischen Verbindungen lebloser Pflanzen und Tierstoffe zu lösen und für die Aufnahme durch die grünen Pflanzen wieder nutzbar zu machen. Allerdings gehen diese Bakterien in der Regel weiter, als es für den angedeuteten Zweck notwendig wäre. Da ja die salpetersauren Salze als Stickstoffquelle für die höhere Pflanzenwelt an erster Stelle in Betracht kommen, Ammoniakverbindungen sich schon weit weniger eignen und elementarer Stickstoff von den Pflanzen ohne Beihilfe anderer Organismen vielleicht überhaupt nicht verarbeitet wird, so würde eine Zerlegung der organischen Stickstoffverbindungen bis zu Ammoniak und freiem Stickstoff für die höheren Pflanzen nur von geringem Nutzen sein. Dazu kommt noch, daß man in neuerer Zeit noch Bakterien gefunden hat, die sogar die salpetersauren Salze angreifen und in Nitrite überführen, also ebenfalls noch die Stickstoffquellen der grünen Pflanzen verringern.

Diesen gegenüber treten nun eine Anzahl Bakterien auf, welche im Gegenteil aus freiem Stickstoff oder einfacheren Verbindungen derselben Nitrate aufbauen, also die Stickstoffquelle für die grünen Pflanzen liefern, oder doch diese einfacheren Stickstoffverbindungen zum Aufbau ihres eigenen Körpers verwenden. Man kann in dieser Hinsicht unterscheiden Arten, welche freien Stickstoff binden, Arten, welche Ammoniak zu salpetriger Säure oxydieren, und Arten, welche Nitrite in Nitrate überführen.

1) Denitrifizierende Bakterien. Im weitesten Sinne könnte man als solche alle diejenigen Arten zusammenfassen, welche höhere Stickstoffverbindungen in einfachere zerlegen, wobei in der Regel mehrere und durch verschiedene Arten veranlaßte Prozesse nebeneinander herlaufen. Im engeren Sinne ist aber besonders die Denitrifikation als eine Reduktion salpetersaurer Salze zu betrachten.

Die einfache Zersetzung organischer Stickstoffverbindungen liefert als stickstoffhaltiges Endprodukt gewöhnlich Ammoniak, direkt vielleicht überhaupt nicht freien Stickstoff. In der Natur verlaufen aber bei der Fäulnis gleichzeitig noch andere Prozesse, die zur Folge die Entbindung von freiem Stickstoff haben. Möglicherweise rührt dieser freie Stickstoff aber ausschließlich aus der Reduktion salpetersaurer Salze her.

Bakterien, welche imstande sind, salpetersaure Salze zu reduzieren, sind in den letzten Jahren mehrfach gefunden worden. Durch Gayon und Dupetit (20), Heraeus (26), Frankland (19), Warington (47) wurden zunächst auch unter schon bekannten Arten (z. B. Bacillus ramosus) für eine größere Anzahl Bakterien der Nachweis erbracht, daß sie Nitrate zu Nitriten zu reduzieren imstande sind. In einer zweiten Arbeit beschreiben Gayon und Dupetit zwei Bakterienarten, welche Nitrate noch weiter zerlegen. Bacillus denitrificans α kann große Mengen von Nitraten zersetzen und reduziert dieselben vollständig zu Stickstoff und Stickstoffoxyd. Bacillus denitrificans β dagegen zersetzt nur eine gewisse Menge Nitrate zu Nitriten und freiem Stickstoff. Leider ist die Beschreibung der beiden Arten, wie auch Burri und Stutzer (10) hervorheben, eine so mangelhafte, daß eine Wiedererkennung derselben unmöglich ist. Beide Bakterienarten sind anaërob, ebenso ein von Giltay und Aberson (22) beschriebener Bacillus denitrificans, welcher die Nitrate vollständig zu freiem Stickstoff reduziert. Burri und Stutzer (10) beschreiben ebenfalls zwei Bakterienarten als Bacillus denitrificans I und II. Der letztere, fakultativ anaërob, vermag etwa 80 Proz. des in den Nitraten enthaltenen Stickstoffes als solchen frei zu machen, während der übrige in eine unbekannte organische Verbindung übergeführt wird. Bacillus denitrificans I ist obligat aërob und zeigt die Eigentümlichkeit, für sich allein keine Denitrifikation bewirken zu können. Dagegen zerlegt er in Verbindung mit B. coli oder B. typhi abdominalis vermutlich auch andere Arten Nitrate oder Nitrite unter Entbindung von freiem Stickstoff. Auch B. coli und B. typhi abdominalis können für sich allein keinen freien Stickstoff aus Nitraten bilden, wohl aber bei Luftabschluß Nitrate. Ein ähnlicher Organismus, wie B. denitrificans I Burri und Stutzer, aber energischer Nitrate reduzierend, ebenfalls obligat aërob, wurde von Schirokikh (42) beschrieben.

2) Nitrifizierende Bakterien. Allen hierher gehörigen Arten ist gemeinsam, daß sie freien Stickstoff resp. sauerstoffarme Stickstoffverbindungen in sauerstoffreichere überführen. Die Fähigkeit, freien Stickstoff zu binden, ist bis jetzt nur bei einer einzigen Art, dem Clostridium Pasteurianum Winogradsky, nachgewiesen worden. Die Wahrscheinlichkeit, daß Bacillus radicicola selbst imstande ist, freien Stickstoff zu binden, ist ja nicht zu bestreiten, doch haben die Versuche Beyerinck's (3) nicht zu einem entscheidenden Resultat geführt, da die Stickstoffanreicherung in der Kulturflüssigkeit eine zu minimale war, um daraus positive Schlüsse zu ziehen.

Indessen ist B. radicicola doch im Sinne einer Bindung von freiem Stickstoff thätig, und mag er diese nun selbst vollziehen oder nur die Wirtspflanze dazu anregen, so ist er hier zunächst zu besprechen, da er auch zweifellos das größte Interesse besitzt.

Obgleich die Verhältnisse der Leguminosenknöllchenbakterien noch durchaus nicht in allen Punkten aufgeklärt sind, so darf doch ohne weiteres behauptet werden, daß es sich hier um einen der eigentümlichsten Fälle von Symbiose, die bisher bekannt geworden sind, handelt. Zugleich ist dieser Organismus auch noch dadurch für die Systematik von Interesse, weil er in seinen verschiedenen Formen einen Grad der Anpassung an verschiedene Pflanzenarten einer Familie erlangt hat, die es fast zweifelhaft macht, ob man es nur mit verschiedenen konstant gewordenen Formen oder mit verschiedenen Arten zu thun hat.

In den längst bekannten Knöllchen, welche man gewöhnt war als eine den Leguminosen zukommende normale Eigentümlichkeit zu betrachten, wurden von Woronin (55), Brunchhorst (7), Frank, Prazmowski (41) und anderen eigentümliche Bildungen beobachtet, über deren Natur man sich nicht recht klar war, die man jedoch als niedere Pilze (Schinzia, Plasmodiophora) aufzupassen geneigt war. Erst Beyerinck (5), bei welchem auch eine Zusammenstellung der älteren Litteratur gegeben ist, konnte den Nachweis erbringen, daß die beobachteten Bildungen Bakterien seien, die von außen in die Pflanze eindringen, sich in dem zu Knöllchen heranwachsenden Gewebe vermehren und schließlich in den Pflanzenzellen zu Grunde gehen, wo sie dann gewissermaßen eine Art Reserveeiweiß darstellen [1]).

Man fand, daß sehr zahlreiche Varietäten oder Formen der Knöllchenbakterien, Bacillus radicicola, existieren, die nicht nur morphologisch, sondern auch kulturell kleine Unterschiede zeigen und sich namentlich durch Anpassung an bestimmte Wirtspflanzen unter den Leguminosen auszeichnen. Ob man dieselben aber als sehr konstante Formen oder als Varietäten oder auch als nur sehr nahe verwandte Arten aufzufassen hat, läßt sich zur Zeit nicht entscheiden. Allen diesen Formen aber ist eigentümlich, daß durch ihre Vermittelung die Leguminosen dem Boden keine Stickstoffverbindungen zu entziehen brauchen im Gegensatz zu anderen Pflanzen, welche die Stickstoffverbindungen des Bodens, besonders die Nitrate verbrauchen. Sie müssen also, um die großen in ihren Körper gebundenen Stickstoffmengen zu erwerben, die Fähigkeit besitzen, den Stickstoff selbst aus der Luft aufzunehmen, und dies vermögen sie nur mit Hilfe des Bacillus radicicola. In dieser Hinsicht ist also auch der B. radicicola unter die Arten zu rechnen, welche freien Stickstoff zu binden vermögen, obgleich man über die Art und Weise dieses Vorganges noch nicht viel weiß und obgleich vielleicht von dem Bacillus nur ein gewisser Reiz auf die Pflanze ausgeübt wird, der sie zur Stickstoffbindung befähigt.

Clostridium Pasteurianum Winogradsky (53) ist dagegen auch in Kulturen befähigt, größere Mengen Stickstoff zu binden und in vollständig stickstofffreien Nährlösungen eine Anreicherung von Stick-

1) Ein näheres Eingehen auf diese Verhältnisse ist hier nicht möglich, ich verweise deshalb auf Lafar, Technische Mykologie, Bd. I (1897), p. 303 f.

stoffverbindungen herbeizuführen. Es ist ein starker Gärungserreger, dabei streng anaërob. Ob Spirillum luteum JUMELLE (29) thatsächlich auf stickstofffreien Nährböden wächst, muß zunächst noch als zweifelhaft bezeichnet werden.

Die Thatsache, daß Ammoniaksalze im Boden in Nitrite und Nitrate übergeführt werden, wurde anfangs als ein rein chemischer Prozeß aufgefaßt, bis SCHLÖSING und MÜNTZ (44) den Bakterien eine Hauptrolle dabei zuwiesen. Doch gelang es weder ihnen noch späteren Forschern, die Erreger dieser Oxydation zu finden. Erst WINOGRADSKY gelang dies in einer Reihe klassischer Untersuchungen (48—52), durch welche er nicht nur ganz neue Kulturverfahren in Anwendung brachte, sondern auch eine Gruppe von Organismen kennen lehrte, die in ihren physiologischen Leistungen sich sehr wesentlich von ihren Verwandten unterschieden.

Zunächst stellte WINOGRADSKY fest, daß die Erreger der Nitratbildung nicht durch die gewöhnlich angewandten Nährböden, Gelatine und Agar, zu isolieren waren, sondern daß sie überhaupt nur in Lösungen wuchsen, die an organischen Stoffen sehr arm waren. Es gelang ihm dann mit Hilfe der Kieselsäuregallerte, nach vorheriger Anreicherung der Stickstoffbakterien unter entsprechenden Kulturbedingungen, diese Organismen zu isolieren. Er fand, daß die Ueberführung der Ammoniakverbindungen in Nitrite durch andere Organismen herbeigeführt werde, als die Oxydation der Nitrite. Die Nitritbildner faßte er unter dem Namen der Nitrosobakterien zusammen, die Nitratbildner als Nitrobakterien.

Von den Nitrosobakterien fand er mehrere Arten, die er unter den Gattungen Nitrosomonas und Nitrosococcus als Nitrosomonas javanica, N. europaea, N. japonica, N. africana und N. brasiliensis beschreibt. Die Nitratbildner stellt er in die Gattung Nitrobacter, ohne jedoch eine Trennung in einzelne Arten durchzuführen. Soweit die morphologischen und entwickelungsgeschichtlichen Verhältnisse dieser Organismen bisher bekannt sind, liegt kein Grund vor, sie von den echten Bakterien zu trennen und in eigene Gattungen zu stellen. Das Bestreben, physiologisch interessante Arten abzusondern, hat vielfach dazu geführt, besondere physiologische Gattungen zu schaffen, deren Beibehaltung vom systematischen Standpunkt aus nicht zu rechtfertigen ist. So lassen sich die Arten der Gattung Nitrosomonas unter Pseudomonas, Nitrosococcus unter Micrococcus, und Nitrobacter unter Bacterium unterbringen.

Die von STUTZER und BURRI (12) aufgefundene Nitratbakterie, die auf Nährgelatine wachsen sollte, hat sich nach WINOGRADSKY's (54) Untersuchungen als ein Konglomerat von vier verschiedenen Arten herausgestellt, von denen 3 Arten, die auf festen Nährböden, insbesondere auch Gelatine wachsen, mit der Nitratbildung nichts zu thun haben, die vierte aber, der Nitratbildner, auf Gelatine nicht wächst. WINOGRADSKY gelang es bei dieser Gelegenheit, an Stelle der schwer zu handhabenden Kieselsäuregallerte auch das Agar für die Kultur der Nitratbildner brauchbar zu machen. Er stellte sich ein Nitritagar in der Weise her, daß er in 1 l Flußwasser 15 g Agar, 2 g Natr. nitrosum MERCK, 1 g wasserfreies Soda und 1 Messerspitze von Kaliumphosphat löste. Mit diesem Nitritagar erhielt er auch bezüglich der Nitratbildner ausgezeichnete Resultate.

Im Kreislauf des Stickstoffes zeigt sich also, soweit die Bakterien daran beteiligt sind, eine außerordentliche Mannigfaltigkeit der dabei sich abspielenden Prozesse, die hier allerdings nur kurz skizziert werden konnten. Am interessantesten ist jedoch die Eigentümlichkeit der eigentlichen Nitrobakterien, ohne Chlorophyll ihre Leibessubstanz aus anorganischen Stoffen aufbauen und Kohlensäure assimilieren zu können und als Energiequelle die Oxydation anorganischer Salze an Stelle der Atmung bei anderen Organismen zu setzen. In dieser letzteren Hinsicht finden sie nur in den Schwefelbakterien physiologisch ähnliche Organismen.

Litteratur.

1) **Atkinson**, *Contributions to the biology of the organism causing leguminous tubercles, Th. Botanic Gazetta* 1893 *p.* 157.
2) **Beyerinck**, *Ueber die Natur der Fäden in den Papilionaceenknöllchen, Centralbl. f. Bakt.* 1894 *p.* 728.
3) — — *Over ophooping van atmospherische stickstoff in culturen van Bacillus radicicola. Versl. en Mededeelingen der Koninkl., Akad. van Wetenschappen, Amsterdam* 1891, *Afd. Natuurkunde III.*
— — *Künstliche Infektion von Vicia Faba mit Bacillus radicicola, Ernährungsbedingungen* 4) *dieser Bakterien, Botan. Zeitung* 1890 *p.* 837.
5) — — *Die Bakterien der Papilionaceenknöllchen, Botan. Zeitung* 1888 *p.* 725.
6) **Bréal**, *De la présence dans la paille, d'un ferment aérobie, réducteur des nitrates, Compt. rend. T. CXIV* 1892 *p.* 681.
7) **Brunchhorst**, *Ueber Wurzelanschwellungen von Alnus und den Elaegnaceen, Inaug.-Diss. Leipzig* 1886.
8) **Burri**, *Ueber Nitrifikation, Centralbl. f. Bakt. II. Abt. Bd. I* 1895 *p.* 22.
9) — — **und Stutzer**, *Ueber nitratzerstörende Bakterien und den durch dieselben bedingten Stickstoffverlust, Centralbl. f. Bakt. II. Abt. Bd. I* 1895 *p.* 257.
10) — — — — *Zur Frage der Nitrifikation im Erdboden, Centralbl. f. Bakt. II. Abt. Bd. II* 1896 *p.* 105.
11) — — — — *Ueber einen interessanten Fall einer Milchkultur, Centralbl. f. Bakt. Bd. XVI* 1894 *p.* 814.
12) — — — — *Ueber einen auf Nährgelatine gedeihenden nitratbildenden Bacillus, Centralbl. f. Bakt. II. Abt. Bd. I* 1895 *p.* 721.
13) — — **Herfeldt und Stutzer**, *Bakteriologisch-chemische Forschungen über die Ursache der Stickstoffverluste in faulenden organischen Stoffen, insbesondere im Stallmiste und in der Jauche, Journal f. Landwirtschaft Jahrg.* 1894 *p.* 329.
14) **Frank**, *Ueber die auf Verdauung von Pilzen abzielende Symbiose der mit endotrophen Mycorrhizen begabten Pflanzen, sowie der Leguminosen und Erlen, Berichte der Deutsch. botan. Gesellsch. Bd. IX* 1891 *p.* 244.
15) — — *Ueber die Pilzsymbiose der Leguminosen, Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch.* 1889 *p.* 332.
16) — — *Die Assimilation des freien Stickstoffs bei den Pflanzen in ihrer Abhängigkeit von Species, von Ernährungsverhältnissen und von Bodenarten, Landwirtsch. Jahrb. Bd. XXI* 1891 *p.* 1.
17) — — *Ueber den Dimorphismus der Wurzelknöllchen der Erbse, Ber. der Deutsch. botan. Gesellsch. Bd. X p.* 170.
18) — — *Ueber Moeller's Bemerkungen bezüglich der dimorphen Wurzelknöllchen der Erbse, Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. Bd. X Heft* 7, 1892.
19) **Frankland, P.** *and* **Gr.**, *The nitrifying process and its specific ferment, Proceed. of the R. Society of London Vol. XLVII* 1890 *p.* 296.
20) **Gayon et Dupetit**, *Recherches sur la réduction des nitrates par les infiniments petits, Nancy* 1886.
21) **Gilbert**, *Results of experiments of Rothamsted on the fixation of free nitrogen, Agricult. Students Gazette, New Ser. V Part* 2 *u.* 3.
22) **Giltay et Aberson**, *Recherches sur un mode de dénitrification et sur le schizomycète qui la produit, Archives Néerlandaises T. XXV.*

23) **Godlewski**, *O nitrifioacyi*, *Anzeiger der Akademie der Wissenschaften in Krakau* 1892, *Dezember*. — *Referat im Centralbl. f. Bakt. Bd. XIII p.* 559.
24) — — *Ueber die Nitrifikation des Ammoniaks und die Kohlenstoffquellen bei der Ernährung der nitrifizierenden Fermente, Krakau* 1896 (*Polnisch*). — *Referat im Centralbl. f. Bakt. II. Abt. Bd. II* 1896 *p.* 458.
25) **Gonnermann**, *Die Bakterien in den Wurzelknöllchen der Leguminosen*, *Landwirtsch. Jahrbücher Bd. XXIII* 1894 *p.* 649.
26) **Heraeus**, *Zeitschrift für Hygiene Bd. I* 1886.
27) **Herfeldt**, *Die Bakterien des Stalldüngers*, *Centralbl. f. Bakt. II. Abt. Bd. I* 1895 *p.* 74.
28) **Hiltner**, *Ueber die Bedeutung der Wurzelknöllchen von Alnus glutinosa für die Stickstoffernährung dieser Pflanze*, *Landwirtsch. Versuchsst. Bd.* 1895 *p.* 153.
29) **Jumelle**, *Sur une espèce nouvelle de bactérie chromogène*, *le Spirillum luteum*, *Compt. rend.* 1892 *p.* 843.
30) **Kirchner, O.**, *Die Wurzelknöllchen der Sojabohne*, *Beiträge zur Biologie der Pflanze Bd. VII* 1895 *p.* 213.
31) **Koch, A.**, *Zur Kenntnis der Fäden in den Wurzelknöllchen der Leguminosen*, *Botan. Zeitung* 1890 *No.* 38.
32) **Laurent**, *Expériences sur la réduction des nitrates par les végétaux*, *Ann. de l' Institut Pasteur* 1890 *p.* 722.
33) — — *Recherches sur les nodosités radicales des légumineuses*, *Ann. de l' Institut Pasteur* 1891 *p.* 105.
34) **Lawes and Gilbert**, *The sources of the nitrogen of our leguminous croups*, *Journ. of the R. Agricult. Soc. of England III Ser. Vol. II Part IV* 1892 *p.* 657.
35) **Lecomte**, *Les tubercules radicaux de l' Arachide* (*Arachis hypogaea L.*), *Compt. rend. T. CXIX* 1894 *p.* 302.
36) **Moeller**, *Bemerkungen zu Frank's Mitteilung über den Dimorphismus der Erbse*, *Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch. Bd. X* 1892 *p.* 242.
37) **Morck**, *Ueber die Formen der Bakteroiden bei den einzelnen Species der Leguminosen*, *Inaug.-Dissert. Leipzig* 1891.
38) **Nobbe und Hiltner**, *Vermögen auch Nichtleguminosen freien Stickstoff aufzunehmen? Landwirtsch. Versuchsst. Bd. LXV* 1894 *Heft* 1 *u.* 2.
39) — — — — **und Schmidt**, *Versuche über die Biologie der Knöllchenbakterien der Leguminosen, insbesondere über die Frage der Arteinheit derselben*, *Landwirtsch. Versuchsst. Bd. LXV* 1894 *p.* 1.
40) — — — — **und Hotter**, *Versuche über die Stickstoffassimilation der Leguminosen*, *Landwirtsch. Versuchsst. Bd. XXXIX p.* 321.
41) **Prazmowski**, *Die Wurzelknöllchen der Erbse*, *1. Teil*, *Die Aetiologie und Entwickelungsgeschichte der Wurzelknöllchen*, *Landwirtsch. Versuchsst. Bd. XXXVII Heft* 3 *u.* 4.
42) **Schirokikh**, *Ueber einen neuen Salpeter zerstörenden Bacillus*, *Centralbl. f. Bakt. II. Abt. Bd. II* 1896 *p.* 204.
43) **Severin**, *Die im Mist vorkommenden Bakterien und deren physiologische Rolle bei der Zersetzung desselben*, *Centralbl. f. Bakt. II. Abt. Bd. I* 1895 *p.* 97.
44) **Schlösing et Müntz**, *Compt. rend. T.* 84, 85, 86, 89.
45) **Stutzer**, *Neuere Arbeiten über die Knöllchenbakterien der Leguminosen und die Fixierung des freien Stickstoffs durch die Thätigkeit von Mikroorganismen*, *Centralbl. f. Bakt. II. Abt. Bd. I* 1895 *p.* 68.
46) **Warington** *in Chemic. News* 14. *Dec.* 1877.
47) — — *The chemical action of some microorganisms*, *A report of experiments made in the Rothamsted laboratory*, *London* 1888.
48) **Winogradsky**, *Recherches sur les organismes de la nitrification*, *Ann. de l' Institut Pasteur* 1890 *p.* 213.
49) — — *II. mémoire p.* 257.
50) — — *III. mémoire p.* 760.
51) — — *IV. mémoire T. V* 1891 *p.* 92.
52) — — *V. mémoire T. V* 1891 *p.* 577.
53) — — *Sur l' assimilation de l' azote gazeux de l' atmosphère par les microbes*, *Compt. rend.* 1894, 12. *février*.
54) — — *Zur Mikrobiologie des Nitrifikationsprozesses*, *Centralbl. f. Bakt. II. Abt. Bd. II* 1896 *p.* 415.
55) **Woronin**, *Ueber die bei der Schwarzerle und der gewöhnlichen Gartenlupine auftretenden Wurzelanschwellungen*, *Mém. de l' Acad. Impér. de St. Pétersbourg Sér. VII T. X No.* 6.
56) **Wortmann**, *Ueber die neuesten Untersuchungen bezüglich der Organismen der Nitrifikation und ihre physiologische Bedeutung*, *Landwirtsch. Jahrb. Bd. XX* 1891 *p.* 175.

Kapitel 11. Die Bedeutung der Temperatur.

Gegenüber den verschiedenen Temperaturverhältnissen findet man bei den Bakterien sehr viel mehr Anpassungen, auch an abnorme Temperaturen, als bei anderen Organismen. Bei den meisten Arten liegen die Temperaturgrenzen, innerhalb deren eine Entwickelung stattfindet, sehr weit auseinander, bei anderen, allerdings nur wenigen, sind sie auffallend eng gezogen.

Für die weitaus größte Mehrzahl der Bakterien liegt die obere Wachstumsgrenze unter 42° C. Es giebt aber einige wenige Arten, die noch imstande sind, zwischen 50 und 70, ja selbst bis 75° C, sich zu entwickeln. Diese thermophilen Arten, deren Zahl mit jeder weiteren Untersuchung wahrscheinlich wachsen wird, sind, wie es scheint, überall verbreitet und kommen selbst in Gegenden vor, wo ihnen wohl kaum jemals so hohe Temperaturen geboten werden.

Der erste, der ein thermophiles Bacterium untersuchte und beschrieb, war MIQUEL (12), der es aus Wasser, seltener aus Luft erhielt, und welcher jedenfalls im Wasser so hohe Temperaturen, als er sie bei seinem Wachstum vertrug, nicht gefunden hat. Auch VAN TIEGHEM fand einen Streptococcus, der sein Wachstum erst bei 74° C einstellte. Einzelne derartige Beobachtungen wurden wiederholt gemacht, aber erst GLOBIG (8) machte diese Verhältnisse zum Gegenstand einer eigenen Arbeit. Er fand nämlich überall im Boden in den oberen Schichten thermophile Bakterien, welche teils überhaupt nur bei sehr hohen Temperaturen (50—70° C), bei denen andere Arten ihr Wachstum längst eingestellt haben, gedeihen, teils wenigstens so hohe Temperaturen ertragen, ohne in ihrer Entwickelung sonderlich gehindert zu werden. Indessen von allen Arten, die er bei seinen Untersuchungen fand, war nur eine, die gleichzeitig auch bei niederen Temperaturen zwischen 15 und 20° C wuchs, andererseits sich aber noch bis zu 68° C entwickelte. Die übrigen Arten wuchsen erst bei einer Temperatur zwischen 40 und 50° C, bald näher der ersteren, bald näher der letzteren Zahl. GLOBIG suchte das Vorhandensein von Bakterien, deren Entwickelung erst bei so hohen Temperaturen erfolgt, wie sie in unseren Klimaten gar nicht oder nur unter besonderen Verhältnissen vorkommen, dadurch zu erklären, daß die sehr starke Erwärmung der oberen Bodenschichten durch intensive Sonnenbestrahlung wenigstens zeitweise diesen thermophilen Arten die geeignete Temperatur darböte. Er konnte durch direkte Insolation unter besonders günstigen Verhältnissen Temperaturen bis zu 56° C im Boden erzielen, allerdings aber unter Bedingungen, welche wohl äußerst selten in der Natur anzutreffen sein dürften. Meist waren die Temperaturen erheblich niedriger und eine vollkommen befriedigende Lösung fand die Frage nach der Entwickelung dieser obligat thermophilen Arten durch GLOBIG's Erklärung nicht.

Diese Erklärung wurde nun durch LYDIA RABINOWITSCH (13) in vollkommen befriedigender Weise gegeben. Sie wies nämlich nach, daß viele der von ihr gefundenen thermophilen Arten unter Beschränkung der Sauerstoffzufuhr unter viel niedrigerer Temperatur zu wachsen imstande seien. Arten, welche aërob bei 50—70° C wachsen, entwickeln sich anaërob noch zwischen 34 und 44°. Auch sie fand thermophile Bakterien außerordentlich verbreitet, aber die von ihr

gefundene Thatsache, daß unter Bedingungen der Anaërobiose diese Bakterien auch bei viel niederen Temperaturen zu wachsen imstande sind, macht dieses häufige Vorkommen nicht mehr so unbegreiflich. Denn Temperaturen zwischen 34 und 44° C werden in den oberen Bodenschichten während der Sommermonate wenigstens an sonnigen Tagen doch meist stundenlang herrschen, so daß eine Entwickelung der Bakterien sehr möglich ist. Und für eine geringe Sauerstoffspannung sorgen die obligat aëroben Arten.

Macfadyen und Blaxall (11) bringen noch eine andere Erklärung für die Möglichkeit einer Entwickelung von obligat thermophilen Bakterien, die sie ebenfalls zahlreich und sehr verbreitet gefunden haben. Sie weisen darauf hin, daß bei verschiedenen Zersetzungsvorgängen organischer Substanzen, besonders auch des Düngers, oft eine sehr große Wärmemenge entbunden wird, die tagelang anhalten kann. Diese Wärmemenge genügt dann vollkommen, die Entwickelung thermophiler Organismen von Spore zu Spore zu ermöglichen, zumal da bei derartigen Zersetzungsvorgängen auch bald genug Sauerstoffmangel eintreten dürfte. Wahrscheinlich wird der Prozeß, der ursprünglich von gewöhnlichen Fäulnisbakterien eingeleitet wird und zur Entwickelung von Wärme und Verbrauch von Sauerstoff führt, durch thermophile Arten unter Verdrängung der ersteren weiter fortgeführt. So erklärt es sich auch vielleicht, daß bei manchen Fermentationen, die mit Erhitzung einhergehen, ursprünglich bei gewöhnlicher Temperatur wachsende Fäulnisbakterien später durch thermophile Arten abgelöst werden, die den Prozeß zu Ende führen, die man aber noch nicht isoliert hat, weil auf ihre thermophile Eigenschaft nicht die nötige Rücksicht genommen wurde. Wie stark die Erhitzung organischer, gärender Substanzen unter Umständen werden kann, ist aus Cohn's (3) Angaben über die Selbsterhitzung feuchter Baumwollerückstände zu erkennen, welcher als Erreger einen Micrococcus fand.

Dauernde, gleichmäßig hohe Tempteraturen sind den Bakterien hauptsächlich nur in Thermen geboten. Als Bewohner solcher warmer Quellen sind von Certes und Garrigon (2) 2 Arten in dem 64° C warmen Sprudel von Luchon gefunden worden. Bei ebenfalls oft noch ziemlich hohen Temperaturen kommen in einigen Schwefelthermen Beggiatoen vor. Wahrscheinlich würden aber genauere Untersuchungen warmer Quellen auf thermophile Bakterien eine bei weitem reichere Ausbeute liefern.

Die obere Temperaturgrenze für das Wachstum einiger im Wasser gefundenen Arten liegt erheblich niedriger als die Blutwärme, viele Arten wachsen schon bei 30° C nicht mehr und ihr Wachstumsoptimum liegt bei 15—20° C.

Andererseits liegt die untere Temperaturgrenze für das Wachstum der meisten Bakterienarten zwischen 5 nnd 12° C; bei einigen, namentlich pathogenen, und den bereits besprochenen thermophilen weit höher, bei anderen, die leider der Art nach so gut wie gar nicht bekannt sind, sehr viel tiefer. Forster (5) fand zuerst einen leuchtenden Bacillus, welcher noch bei 0° zu wachsen vermochte und später (6), als er daraufhin verschiedene Substanzen untersuchte, nahm er wahr, daß derartige, allerdings nicht leuchtende Arten überall in unserer Umgebung verbreitet sind. Auch Fischer (4) fand eine Anzahl Arten, welche schon bei 0° C wachsen. Wahrscheinlich ist es, daß

die Bakterien durch ihre Atmung eine wenn auch geringe Steigerung der Temperatur in ihrer nächsten Umgebung bewirken, so daß die Temperatur unmittelbar um die Zelle herum wenigstens einige Decigrade über dem Nullpunkt liegt.

Temperaturen, die unter oder über den Grenzen für das Wachstum einer Bakterienart liegen, brauchen noch nicht unmittelbar tödlich zu wirken. Bei den meisten nicht thermophilen Arten erfolgt eine Vernichtung erst bei einer längeren Einwirkung einer Wärme von 50—60° C. Andere Arten werden schon bei Temperaturen zwischen 45 und 50° C getötet, während einige wenige wieder viel höhere Temperaturen vertragen, z. B. nach Duclaux einige der von ihm beschriebenen Tyrothrixarten. Im Sporenzustande wird diese Fähigkeit, hohe Temperaturen zu ertragen, ganz außerordentlich gesteigert; sind doch Arten bekannt, die ein mehrstündiges Kochen ohne Schaden vertragen.

Andererseits ist es bekannt, daß selbst sehr niedrige Temperaturen Sporen fast gar nicht, vegetative Zustände nur wenig angreifen, doch kann hier auf diese für die Praxis sehr wichtigen Verhältnisse nicht weiter eingegangen werden.

Zu erwähnen wäre noch, daß Temperaturen, bei denen die Organismen zwar noch wachsen, aber bei denen das Wachstumsoptimum schon erheblich überschritten ist, gewöhnlich in irgend einer Weise verändernd auf die physiologischen Eigenschaften einwirken. Entweder wird die Farbstoffbildung unterdrückt oder die Virulenz wird verringert oder ganz verloren. Je länger die hohe Temperatur einwirkt, desto stärker pflegen sich diese Veränderungen auszuprägen.

Litteratur.

1) **Bonhoff**, *Die Einwirkung höherer Wärmegrade auf Tuberkelbacillen-Reinkulturen, Hygien. Rundschau Bd. II* 1892 *No.* 23.
2) **Certes** *et* **Garrigon** *in Compt. rend. T. CIII p.* 703.
3) **Cohn**, *Ueber thermogene Bakterien, Berichte der deutschen bot. Ges.* 1893, *Generalvers.-Heft p.* 66.
4) **Fischer**, *Bakterienwachstum bei* 0°, *Centralbl. f. Bakt. Bd. IV* 1888 *p.* 89.
5) **Forster**, *Centralbl. f. Bakt. Bd. II* 1887 *p.* 337.
6) — — *Ueber die Entwickelung von Bakterien bei niederen Temperaturen, Centralbl. f. Bakt. Bd. XII* 1892 *p.* 431.
7) — — *Ueber die Einwirkung von hohen Temperaturen auf Tuberkelbacillen, Hygienische Rundschau Bd. II* 1892 *No.* 20.
8) **Globig**, *Ueber Bakterienwachstum bei* 50—70° *C, Zeitschr. f. Hygiene Bd. III* 1888 *p.* 294.
9) **Havemann**, *Ueber das Wachstum von Mikroorganismen bei Eisschranktemperaturen, Inaug.-Dissert., Rostock* 1894.
10) **Klepzoff**, *Zur Frage über den Einfluß niederer Temperaturen auf die vegetativen Formen des Bacillus anthracis. Centralbl. f. Bakt. Bd. XVII* 1895 *p.* 289.
11) **Macfadyen** *and* **Blaxall**, *Thermophilic bacteria, Journal of pathology and bacteriology Bd. III Heft* 1.
12) **Miquel**, *Annuaires de l'observ. de Montsouris* 1881.
13) **Rabinowitsch, L.**, *Ueber die thermophilen Bakterien, Zeitschr. f. Hygiene Bd. XX Heft* 1 *p.* 154.
14) **Rodet**, *De l'importance de la température dans la détermination des espèces microbiennes en général et specialement du bacille typhique, Compt. rend. Soc. biolog.* 1889 *No.* 26.

15) **Wroblewski**, *Verhalten des Bacillus mesentericus vulgatus bei höheren Temperaturen, Centralbl. f. Bakt. II. Abt. Bd. I* 1895 *p.* 417.
16) **Wunkow**, *Ueber die Wirkung der niederen Temperatur auf Choleravibrionen, Wratsch* 1893 *No.* 8, *Russisch. — Referat im Centralbl. f. Bakt. Bd. XIV p.* 770.

Kapitel 12. Einwirkung des Lichtes.

Die Einwirkung des Lichtes scheint für alle Bakterien fast ausnahmslos ungünstig zu sein und wenn sie dies auch bei verschiedenen Arten in ungleichem Grade ist, so scheinen doch alle bei völligem Lichtabschluß am besten zu gedeihen. Eine Ausnahme machen allerdings die roten Schwefelbakterien, welche ja überhaupt ihrer ganzen inneren Organisation nach mehr den Spaltalgen sich nähern, auch die wenigen grünen Bakterien scheinen eine gewisse Quantität Licht zu brauchen.

Die ersten, die die Einwirkung des Lichtes auf Bakterien genauer untersuchten, waren Downes und Blunt (9). Sie kamen zu folgenden Resultaten: Auf alle an Zersetzungen und Fäulnis beteiligten Bakterien wirkt Licht so ungünstig, daß es unter geeigneten Bedingungen deren Entwickelung überhaupt vollständig verhindern kann. Namentlich wirkt das direkte Sonnenlicht so nachteilig, daß es sogar unter Umständen das Leben der Bakterien vernichtet, wogegen die Kulturflüssigkeit auch durch intensive Beleuchtung ihren Nährwert nicht verliert. Die Wirkung scheint hauptsächlich durch die am stärksten brechbaren Strahlen herbeigeführt zu werden.

Unter späteren Arbeiten sei besonders auf die von Arloing (1) hingewiesen, welcher nachwies, daß auch die Sporen des Milzbrandbacillus in verhältnismäßig kurzer Zeit der Einwirkung des direkten Sonnenlichtes erliegen. Lübbert (13) dagegen konnte feststellen, daß der Staphylococcus pyogenes aureus im Allgemeinen wenig durch Belichtung leidet.

Roux (16) wies dann nach, daß zur Belichtung auch noch freier Luftzutritt kommen müsse, um eine rasche, schädigende Wirkung auf die Milzbrandsporen auszuüben. Er zeigte aber auch, daß Insolation bei freiem Luftzutritt den Nährboden selbst ungünstig beeinflussen kann.

Seither ist dieser Gegenstand fortwährend nach allen Richtungen hin weiter untersucht worden und es hat sich als zweifellos ergeben, daß das Licht die verschiedenen Bakterienarten sehr ungleich beeinflußt. Gerade Arten, die durch ihre Dauerformen besonders widerstandsfähig sind, scheinen dem Lichte gegenüber oft eine geringere Resistenz zu haben, als andere, die keine Dauerformen bilden. Natürlich ist dies nicht etwa die Regel, es ist nur bisher bei wenigen Arten überhaupt sicher festgestellt. Die diesbezügliche ältere Litteratur ist bei Raum (15) ausführlich zusammengestellt, unter den neueren Arbeiten sind besonders wichtig diejenigen von Buchner (2—4), Charrin (5), Chmelewsky (6), Dieudonné (7, 8), v. Esmarch (10), Geisler (11), Kotljar (12), Pansini (14), Schickhard (17), Ward (18, 19).

Indessen trotz der zahlreichen Untersuchungen ist unser Wissen bezüglich der Einwirkung des Lichtes auf die verschiedenen Arten

von Bakterien ein sehr lückenhaftes, und noch immer widersprechen sich viele Angaben. Es mag dies darauf zurückzuführen sein, daß es thatsächlich sehr verschieden widerstandsfähige Formen ein und derselben Art gegenüber dem Licht giebt, und daß geringfügige Verschiedenheiten bei Anstellung der Versuche zu unverhältnismäßig großen Abweichungen in den Resultaten führen.

Für die Systematik läßt sich das Verhalten der Bakterien zum Licht bis jetzt wenigstens kaum verwerten; nur bezüglich der Farbstoffproduktion scheint es hin und wieder, wie bereits p. 290 erwähnt, eine Rolle zu spielen. Bei meinen langjährigen Arbeiten mit mehreren hundert Arten habe ich übrigens eine besonders schädliche Einwirkung des diffusen Tageslichtes bei der Kultur von Bakterien nicht beobachten können, nur einige pathogene Arten vertrugen das Licht nicht gut. Die gewöhnlichen Saprophyten dagegen wuchsen bei diffusem Tageslicht fast ausnahmslos ebenso gut wie im Dunklen.

Litteratur.

1) **Arloing** *in verschiedenen Arbeiten, besonders Compt. rend. T. C* (1885) *p.* 378, *T. CI p.* 511 *u.* 535.
2) **Buchner**, *Ueber den Einfluſs des Lichtes auf Bakterien und über die Selbstreinigung der Flüsse, Archiv f. Hygiene Bd. XVII p* 177.
3) — — *Ueber den Einfluſs des Lichtes auf Bakterien, Centralbl. f. Bakt. Bd. XI* 1892 *p.* 781.
4) — — *Ueber den Einfluſs des Lichtes auf Bakterien, Centralbl. f. Bakt. Bd. XII* 1892 *p.* 217.
5) **Charrin**, *Agents atmosphériques et microbes, La Semaine médicale* 1890 *No.* 54.
6) **Chmelewsky**, *Zur Frage über die Wirkung des Sonnen- und elektrischen Lichtes auf die Eiterbakterien, Wratsch* 1892. — *Ref. Centralbl. f. Bakt. Bd. XII p.* 174.
7) **Dieudonné**, *Beiträge zur Beurteilung der Einwirkung des Lichtes auf Bakterien, Arbeiten aus dem Kais. Gesundheitsamt Bd. IX* 1894 *p.* 405.
8) — — *Ueber die Bedeutung des Wasserstoffsuperoxydes auf die bakterientötende Kraft des Lichtes, Arbeiten aus dem Kais. Gesundheitsamt Bd. IX* 1894 *p.* 537.
9) **Downes** *and* **Blunt**, *Researches on the effect of light upon bacteria and other organisms, Proceedings of the R. Society Vol. XXVI* 1877 *p.* 488.
10) **v. Esmarch**, *Ueber Sonnendesinfektion, Zeitschr. f. Hygiene Bd. XVI* 1894.
11) **Geisler**, *Zur Frage über die Wirkung des Lichtes auf Bakterien, Centralbl. f. Bakt. Bd. XI* 1892 *p.* 161.
12) **Kotljar**. *Zur Frage über den Einfluſs des Lichtes auf Bakterien, Wratsch* 1892. — *Refer. Centralbl. f. Bakt. Bd. XII p.* 836.
13) **Lübbert**, *Biologische Spaltpilzuntersuchungen, Würzburg* 1886.
14) **Pansini**, *Dell' azione della luce solare sui microorganismi, Rivista d' igiene,* 1889.
15) **Raum**, *Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse über den Einfluſs des Lichtes auf Bakterien und auf den tierischen Organismus, Zeitschr. f. Hygiene Bd. VI Heft* 2.
16) **Roux**. *De l' action de la lumière et de l' air, Ann de l' Inst. Pasteur T. I* 1887 *p.* 445.
17) **Schickhard**, *Ueber die Einwirkung des Sonnenlichtes auf den menschlichen Organismus und auf Mikroorganismen und die hygienische Bedeutung desselben, Friedreich's Blätter für gerichtl. Med. u. Sanitätspolizei Jahrg.* 44, 1893 *p.* 350.
18) **Ward**, *Experiments on the action of light on Bacillus anthracis, Commun. made to the R. Society* 1892 *Dec.*
19) — — *Further experiments on the action of light on Bacillus anthracis, Commun. made to the R. Society* 1893 *Febr.*

Register.

A.

Actinobakter 300.
Actinomyces 31.
Agar-Agar 247.
— — Darstellungsmethoden 248.
Agglutination 310.
Alkalialbuminate 259.
Alkalibildung 294.
Althaeaschleim 264.
Ameisensaures Natron 332.
Anabaena, Zellverbände 155.
Anaërobenkultur 325.
— nach ARENS 329.
— „ BLÜCHER 328.
— „ BOTKIN 328.
— „ BUCHNER 330.
— „ BRAATZ 330.
— „ GABRITSCHEWSKY 328.
— „ GRUBER 327.
— „ FUCHS 331.
— „ HEIM 326.
— „ HESSE 326.
— „ KITASATO 328.
— „ LIBORIUS 331.
— „ NICOLAIER 327.
— „ NIKIFOROFF 330.
— „ NOVY 327, 328.
— „ OGATA 326.
— „ PETRI und MAASSEN 332.
— „ ROUX 327.
— „ VAN SENUS 326.
Antagonismus 304.
Apple blight 315.
Art, Begriff und Umgrenzung der 223.
Arthrosporen 166.
— bei Crenothrix 167.
— „ Leuconostoc 169.
— „ Bacterium Zopfii 170.
— „ Bacterium vernicosum 171.
— Einteilungsprinzip 167.
Ascococcus BILLROTH 13.
— COHN 18.
Asporogene Formen 177.

B.

Bacillus COHN 16.
— aërogenes capsulatus 324.
Bacillus alvei 161, 162.
— Amylobacter 324.
— anthracis asporogen 177.
— argenteo-phosphorescens I 336.
— „ „ II 336.
— „ „ III 336.
— de Baryanus 164.
— carotarum 162.
— caulivorus 316.
— cyaneo-phosphorescens 336.
— D PETERS 163.
— E PETERS 163.
— enteritidis sporogenes 324.
— glagae 312.
— Guillebeau c 300.
— indigogenus 301.
— inflatus 162.
— lactis viscosus 300.
— leptosporus 164.
— limosus KLEIN 164.
— liquefaciens magnus 324.
— liquefaciens parvus 324.
— macrosporus 164.
— Megatherium 160.
— mesentericus ruber 358.
— „ vulgatus 165.
— muscoides 324.
— oedematis 324.
— panificans 301.
— Peroniella 164.
— polypiformis 324.
— pseudanthracis 165.
— pseudooedematis maligni 324.
— radiatus 324.
— radicicola 354.
— „ Involutionsformen 53.
— ramosus 165.
— des Rauschbrandes 324.
— sacchari 312.
— sessilis 164.
— smaragdeo-phosphorescens 336.
— solidus 324.
— Solmsii 164.
— sorghi 315.
— spinosus 324.
— subtilis, Cellulosegehalt 64.
— „ Sporen 157, 182.

Bacillus Tetani 324.
— tracheiphilus 321.
— tumescens 161, 162.
— Ulna 159.
— ventriculus 162.
— virens 93.
— viscosus I (LAER) 301.
— „ II (LAER) 301.
— „ III (VANDAM) 301.
— „ sacchari (Schleimhülle) 65.
— „ vini 300.
Bacterien COHN 15.
Bacterium EHRENBERG 4.
— aceti, Cellulosereaktion 63.
— „ Involutionsformen 53.
— anthracis, Kapsel 59.
— chlorinum 93.
— Dianthi 321.
— Enchelys EHRENBERG 4.
— Giardi 336.
— gummis 318.
— Hessii 300.
— hydrosulfuricum ponticum 346.
— merismopedioides 145.
— Navicula 324.
— Pasteurianum, Blaufärbung 65.
— „ Involutionsformen 53.
— pediculatum 300.
— „ Schleimabsonderung 62.
— Pelagia 336.
— Pholas 336.
— phosphorescens 336.
— Punctum 4.
— rubescens RAY LANKESTER 25.
— sulfureum 346.
— Termo, Geißeln 98.
— tortuosum 161.
— triloculare EHRENB. 4.
— vermiforme 300.
— „ Schleimbildung 62.
— viride 92.
— xylinum, Cellulosegehalt 63.
— „ Essigsäurebildung 298.
Bakterien-Farbstoffe, in Wasser lösliche 285.
— — in Wasser unlöslich 287.
— — in Wasser und Alkohol unlöslich 288.
Bacteriopurpurin 91.
Bacteriosis der Weintrauben 321.
Beggiatoa 20.
— Schwärmer 202.
Bewegung bei Bakterien 108.
— bei Spirochaeta 112.
— „ Beggiatoa 113.
— „ Sporen 128, 196.
Bierwürze 261.
Bierwürzgelatine 256.
Biologische Merkmale 242.
Blaufärbung des Zellinhaltes 95.
— der Membran 62.
Blutserum 256.
— Entnahme des Blutes 256.
— Sterilisieren 257.
Blutserum, Zusätze 257.
Blutserum-Agar 251.
Bouillon 260.
Buttersäurebacillen, anaërobe 325.
Buttersäurebildung 297.

C.

Cellulosegährung 293.
Cellulosegehalt der Membran 63.
Centralsubstanz der Cyanophyceen 68.
Centralkörper (BÜTSCHLI) 68.
— (PALLA) 70.
Chlorophyllgehalt der Bakterien 92.
Cholerarot 276.
Chromatium PERTY 7.
— Weissii 7.
— violascens 7.
— (Zellform) 52.
— Bau der Zelle 75.
Chromatophor bei Cyanophyceen 68, 70.
Chromopare Bakterien 283.
Chromophore Bakterien 283.
Chroococcus turgidus (Zellverbände) 155.
Cladothrix COHN 19.
— Verhältnis zum Eisen 347.
— Gonidien 203.
— Geißeln der Schwärmer 125.
Clostridium 28, 36.
— butyricum 159, 324.
— foetidum 324.
— Pasteurianum 325.
— polymyxa 159.
— solidum 325.
Clostridiumform 180.
Coccobacteria septica BILLROTH 13.
Cohnia WINTER 29.
Crenothrix polyspora 14.
— — Verhalten zum Eisen 347.
— Gonidien 204.
Cyanophyceen, Zellinhalt 67.
Cyanophycinkörner 69.
Cylindrospermum, Zellverbände 155.
Cystobakter 31.
— Zellverbände 154.

D.

Diplokokkenform 146.
Dispora caucasica 160.
Doppelschalen nach PETRI 266.

E.

Eier als Nährboden 259.
Eisenablagerung in der Scheide 61.
Eisenbakterien 347.
— Kultur 350.
Eisengelatine 346.
Endosporen 166.
Entdeckung der Bakterien 1.
Entwickelungskreise 228.
Epheukrebs 321.
Eschenkrebs 321.
Essigsäurebakterien 298.
Essigsäurebildung 298.
Eubacillus multisporus DANGEARD 94.
Extractum campechianum 98.

F.
Fadenbildung 150.
Farbstoffbildung 283.
— Abhängigkeit von Sauerstoff 289.
— von Temperatur 289.
— von Licht 290.
— von der Beschaffenheit des Nährbodens 290.
— Verlust der 291.
Farbstoffe des Zellinhaltes 90.
Färbung der Scheiden der Eisenbakterien 348.
Fäulnis 302.
— der Schwarzpappel 315.
Fermente 304.
Fleisch als Nährboden 263.
Fleischsaft 260.
Formen bei Bakterien 225.
Formenreichtum 231.
Fortzüchtung der Kulturen 269.

G.
Gallenkrankheit der Aleppokiefer 319.
„ „ Oliven 318.
Gallionella ferruginea 347.
Gährungserscheinungen 293.
Gattung, Begriff und Umgrenzung 223.
Gefärbte Nährböden 276.
Geißeln, Bau der 115.
— bei Planococcus 135.
— „ Planosarcina 135.
— „ Bacillus 135.
— „ Pseudomonas 135.
— „ Microspira 135.
— „ Spirillum 136.
— Verhalten bei der Zellteiluug 138.
— Struktur 117.
— Wachstum 129.
— Insertion 119.
— Nachweis durch Koch 98.
— Photographie 98.
— Länge 118.
— Ursprung 57.
— Zahl 122.
— Färbung nach Neuhaus 99.
— „ „ Löffler 99, 101.
— „ „ Sclavo 103.
— „ „ Strauss 103.
— „ „ Klein 103.
— „ „ Sakharoff 103.
— „ „ Nicolle u. Morax 104.
— „ „ Bunge 105.
— „ „ Fischer 105.
— „ „ Hessert 105.
— „ „ van Ermengem 105.
Geißelbildung, Bedingungen der 129.
— Verlust 130.
— Regeneration 130.
Geißelzöpfe 127.
Gelatine 252.
— Herstellungsmethoden 255.
— Verflüssigung 253.
Gestalt der Bakterienzelle 50.
Glaucothrix, Zellverbände 155.
Gliothrix tenerrima, Bewegung 134.
Glycerin-Agar 251.
Glyceringährung 299.
Gonidien 202.
— bei Thiothrix 203.
— „ Cladothrix 203.
— „ Crenothrix 204.
— „ Phragmidiothrix 205.
— „ Streptothrix 202.
Grüne Bakterien (Frenzel) 76, 94.
— — van Tieghem 92.
— — Engelmann 93.
— — Winogradsky 94.
— — Klein 94.
— — Dangeard 94.
Gummosis 317.

H.
Hallier's System 10.
Harn-Agar 252.
Herings-Agar 252.
Heuinfus 261.
Heuinfusgelatine 256.
Hirsebrand 315.
Hyalococcus 30.
— Zellverbände 154.

I.
Indigschwefelsaures Natron 332.
Indol 303.
Involutionsformen 52.
— bei Leuchtbakterien 54.

J.
Jequirityinfus 264.

K.
Kapselbildung 57.
— Bedeutung für die Systematik 154.
Kapselfärbung 60.
Kartoffelinfusgelatine 256.
Kartoffelkrankheit 316.
Kartoffelkulturen 258.
Karyokinese bei Spaltalgen 71.
Kaulquappenbacillen 77, 94.
— Sporenbildung 165, 183.
Kerry's anaërober Bacillus 324.
Kettenform 147.
Kieselsäuregallert 263.
Körnchen (Babes) im Zellinhalt 72.
— „rote" Bütschli 74.
— chromatinartige 81, 89.
— bei Cyanophyceen 68, 69.
Kohlehydrate im Zellinhalt 95.
Kohlensäureassimilation 256.
Kolben bei Actinomyces 59.
Konzentration des Nährbodens 278.
Kulturmerkmale 271.
Kulturmethoden 265.
— der Anaëroben 325.

L.
Lackmusgelatine 256.
Lackmusmolke 262.
Lamprocystis 30.
Lampropedia 30.
Leptothrix 28.
— ochracea 347.

Leuchtbakterien, Kultur 340.
Leuchtbacillus, einheimischer 336.
Leucocystis 28.
— Zellverband 154.
Leuconostoc 28, 300.
— Zellverband 154.
— Lagerheimii 315.
— mesenterioides, Zellmembran 64.
Licht, Einfluß auf Bakterien 361.
Lichtentwickelung 337.
Luciferin 338.
Lyngbya 155.

M.

Macaroni als Nährboden 262.
Maiskrankheit 315.
Merismopedia 27.
— Zellverbände 155.
Metallacter Perty 7.
Methylmercaptanbildung 303.
Methoden zur Isolierung der Bakterien 265.
Micrococcus Cohn 16.
— agilis 124.
— amylovorus 316.
— Freudenreichii 300.
— gelatinogenus 301.
— ochroleucus 124.
— phosphoreus 335.
— Pflügeri 335.
— tetragenus mobilis ventriculi 124.
Microsporon diphtheriticum Klebs 14.
— septicum Klebs 14.
Milch als Nährboden nach Gärtner 261.
Milchnährboden nach Reinsch 262.
Milchsäurebildung 296.
Monas Müller 2.
— Termo Müller 2.
— in Ehrenberg's Fassung 3.
— Okenii 4.
— vinosa 4.
— erubescens 4.
Mosaikkrankheit des Tabaks 316.
Most als Nährboden 261.
Mostgelatine 256.
Myconostoc 20.
— Zellverband 154.
— Gallertkapsel 58.
Mycoprotein 63, 95.
Myxobacteriaceen (Thaxter) 240.

N.

Naßfäule der Kartoffeln 319.
Nährböden für Spirillum Undula majus 263.
Nährflüssigkeit nach Uschinsky 264.
— nach Fraenkel 265.
— nach Maassen 265.
Nährsubstrate 246.
— aus Eiern 259.
Netzbildung bei Bakterien 156.
Nitrobakterien 355.
Nitrobacter 355.
Nitrosobakterien 355.
Nitrosococcus brasiliensis 355.
Nitrosomonas europaea 355.
Nitrosomonas japonica 355.
— javanica 355.
— africana 355.
Nitrosoindolreaktion 276.
Novy's Bacillus des malignen Oedems 324.

O.

Ophidomonas Ehrenberg 5.
— jenensis 97.
— sanguinea 98.

P.

Packetform 150.
Parachromophore Bakterien 284.
Parasitismus 309.
Pasteuria ramosa, Teilung 144.
Pathogenität 309.
Pear blight 315.
Pelargonienkrankheit 316.
Peptonlösung 261.
Petri'sche Schalen 266.
Phosphorescenz 335.
Photobacterium 336.
— Pflügeri 336.
— phosphorescens 336.
— indicum 336.
— luminosum 336.
— Fischeri 336.
— balticum 336.
— javanense 336.
— delgadense 336.
— degenerans 336.
— tuberosum 336.
— papillare 336.
— glutinosum 336.
— annulare 336.
— coronatum 336.
— hirsutum 336.
— caraibicum 336.
Phragmidiothrix 20.
— Gonidien 205.
Pleomorphismus 212.
— Auffassung Billroth's 217.
— „ Cienkowski's 218.
— „ Nägeli's 213.
— „ Winogradsky's 220.
— „ Zopf's 219.
Plattenkultur nach Koch 266.
— nach Marpmann 266.
— „ Schimmelbusch 266.
— „ Lunkewicz 266.
— „ Drossbach 268.
— „ Holten 268.
Polkörner 87.
Pseudodichotomie 153.
Pseudogeißeln 126.
Pseudomonas macroselmis 121.
— putida 121.
— pyocyanea 121.
— syncyanea 121, 162.
Ptomaine 303.

Q.

Quittenschleim 264.

R.

Raseneisenerz, Bildung 349.
Rassen bei Bakterien 222.
Reaktion der Kartoffeln 258.
Regeneration der Farbstoffbildung 291.
Reinkulturen 246.
Rhabdochromatium 52.
Rindenschicht der Bakterienzelle 74.
Rollröhrchen nach v. Esmarch 267.
Rotfärbung der Weizenkörner 316.
Rotz der Hyacinthen 320.
— der Speisezwiebeln 321.

S.

Sarcina 27.
— aurea Macé 62.
— mobilis 125.
— ventriculi, Zellmembran 62.
— „ Kieselskelet 65.
Säurebildung 294.
Scheidenbildung 61.
Schleimbildung bei Newskia ramosa 62.
Schleimgärungen 300.
Schleimfluß, weißer 312.
— brauner 313.
— schwarzer 313.
Schleimhüllen 60.
Schleimkugeln bei Cyanophyceen 70.
Schraubenbildung 151.
Schwärmzustand bei bei Bakterien 131.
— bei Spaltalgen 133.
Schwefelbakterien 342.
Schwefelkörnchen 81, 95, 345.
Schwefelwasserstoffbildung 303.
Serch-Krankheit 312.
Skatol 303.
Sorghum blight 315.
Sphaerotilus 31.
Spirillum Ehrenberg 5.
— amyliferum Van Tieghem 65.
— desulfuricans 325, 346.
— rufum 7.
— tenue 5.
— Undula 5, 87.
— volutans 5, 98.
Spirobacillus Cienkowskii 221.
Spirochaeta plicatilis Ehrenb. 5.
— „ Bewegung 112.
Spirodiscus Ehrenb. 5, 52.
Spirulina 155.
Spiromonas Warming 28, 52.
Sporen, Bau der 185.
— Form der 185.
— bei Bacterium anthracis 158.
— „ Bacillus subtilis 157, 159, 182.
— „ „ Ulna 159.
— „ Clostridium butyricum 159.
— „ „ Polymyxa 159.
— „ Dispora caucasica 160.
— „ Bacillus megatherium 160.
— „ „ alvei 161, 162.
— „ Bacterium tortuosum 161.
— „ Bacillus tumescens 161, 162.
— „ Pseudomonas syncyanea 162.
— „ Bacillus Brassicae 162.
— „ „ Carotarum 162.
Sporen bei Bacillus Ventriculus 162.
— bei Bacillus inflatus 162.
— „ „ D Peters 163.
— „ „ E Peters 163.
— „ Sumpfwasserbakterien 164, 183.
— „ Bacillus De Baryanus 164.
— „ „ Solmsii 164.
— „ „ Peroniella 164.
— „ „ macrosporus 164.
— „ „ limosus 164.
— „ „ leptosporus 164.
— „ „ sessilis 164.
— „ „ pseudanthracis 165.
— „ Kaulquappenbacillen 165, 183.
— „ Bacillus mesentericus vulgatus 165.
— „ „ ramosus 165.
— Lichtbrechungsvermögen 189.
— Resistenz 190.
— Inhalt 188.
— Nachweis 197.
— Entdeckung durch Cohn 157.
Sporenbildung 173.
— Beweglichkeit während derselben 182.
— Verhalten des Zellinhaltes 183.
— „ der Sporenmutterzelle 180.
— Abhängigkeit von Temperatur 173.
— „ „ Sauerstoff 174.
— „ „ Licht 176.
— „ vom Nährboden 176.
— Verlust der 177.
— bei Eubacillus multisporus 185.
— Bildung von 2 Sporen in einer Zelle 184.
Sporenfärbung nach Neisser 198.
— nach Hueppe 198.
— „ Ernst 199.
— „ Metschnikoff 199.
— „ Hauser 199.
— „ Möller 199.
— „ Fiocca 200.
— „ Foth 200.
Sporenkern (Frenzel) 183.
— (Hegler) 200.
Sporenkeimung 191.
— bei Bacillus subtilis 191.
— Art und Weise der 192.
— Abhängigkeit vom Nährboden 192.
— „ von Wärme 192.
— polar 193.
— äquatorial 193.
— bipolar 195.
— schief 195.
Sporenmembran 186.
— Abhebung 193.
— Durchwachsung 195.
— Verquellung 192.
Sporen, Schwerfärbbarkeit 201.
Sporogene Körnchen (Ernst) 73.
Sporonema 7, 156.
Stigonema, Zellverbände 155.
Stickstoffbakterien 352.
Stoffwechselprodukte 293.
Streptococcus Billroth 13.

Streptococcus hollandicus 300.
— mesenterioides 58.
Streptothrix, Gonidien 205.
Sulfatbildung 345.
Sulfatzersetzung 346.
Sumpfwasserbakterien 94, 164.
System der Bakterien bei MÜLLER 2.
— der Bakterien bei EHRENBERG 3.
— „ „ „ „ PERTY 6.
— „ „ „ „ COHN 16, 19.
— „ „ „ „ ZOPF 26.
— „ „ „ „ WINTER 28.
— „ „ „ „ SCHRÖTER 30.
— „ „ „ „ DE TONI und TREVISAN 32.
— „ „ „ „ HUEPPE 38.
— „ „ „ „ EISENBERG 41.
— „ „ „ „ MIQUEL 42.
— „ „ „ „ FISCHER 45.
— „ „ „ „ MIGULA 46.
— Stellung der Bakterien im 237.

T.

Teilungserscheinungen bei Streptococcus 144.
Temperaturgrenzen 358.
Temperaturoptimum 358.
Tetrakokkenform 148.
Thermophile Bakterien 358.
Thiothrix, Gonidien 203.
Toxalbumine 304.
Traubenzucker 332.
Tricholoma terreum 322.
Trommelschlägelform 178.

U.

Untersuchung der Kulturen 271.
Urocephalum 324.
Ursprung der Bakterien 240.
Urzeugung 212.

V.

Vakuole im Plasma 79, 82.
Variabilitätskreise 225.
Varietät bei Bakterien 222.
Verdünnungsmethode 267.
Verflüssigung der Gelatine 275.
Verwandtschaft der Bakterien zu Flagellaten 237.
Verwandtschaft der Bakterien zu Saccharomyceten 238.
— der Bakterien zu Spaltalgen 239.
Verteilung der Keime auf der Platte 267.
Verzweigung der Bakterien 58.
Vibrio MÜLLER 2.
— in EHRENBERG's Fassung 4.
— Lineola MÜLLER 2.
— Rugula MÜLLER 2.
— Bacillus MÜLLER 2.
— Undula MÜLLER 2.
— serpens MÜLLER 2.
— Spirillum MÜLLER 2.
— Subtilis EHRENB. 4.
— tremulans EHRENB. 4.
— prolifer EHRENB. 4.
— spermatozoides 123.
Vibrion butyrique 323.
— septique 324.
Vibrionia EHRENB. 4.

W.

Wachstum bei Luftzutritt (Anaëroben) 332.

Z.

Zellinhalt, Differenzierungen 80.
— chemische Beschaffenheit 94.
Zellkern der Bakterien nach SCHOTTELIUS 75.
— der Bakterien nach SJÖBRING 77.
— „ „ „ TRAMBUSTI u. GALEOTTI 76.
— der Bakterien nach WAGER 76.
Zellmembran, Morphologie 62.
— chemische Beschaffenheit 62.
Zellteilung bei Coccaceen 139.
— bei Bacteriaceen 140.
— „ Bacillus oxalaticus 141.
— nach 3 Richtungen bei Algen 155.
Zellverbände 146.
— bei Phragmidiothrix 153.
— „ Chlamydobacteriaceen 152.
— „ Cladothrix 153.
— „ Thiothrix 152.
— „ Streptothrix 152.
— „ Crenothrix 153.
Zoogloea COHN 8.

Tafel I.

Tafel I.

Fig. 1. Planococcus citreus (MENGE) MIGULA. Geißelfärbung nach LÖFFLER. Vergr. 1000.

Fig. 2. Planosarcina mobilis (MAUREA) MIGULA. Geißelfärbung nach VAN ERMENGEM. Einzelnes achtzelliges Packet mit Geißeln. Vergr. 1000. Die Geißelfärbung ist an einzelnen Zellen leicht, an Packeten nur sehr schwer und selten zu erhalten.

Fig. 3. Thiocystis violacea WINOGRADSKY. Geißelfärbung nach LÖFFLER. Achtzellige Kolonie. Vergr. 1000. Die sehr großen und dicken Zellen konnten nicht gleichzeitig mit den Geißeln scharf eingestellt werden.

Fig. 4. Pseudomonas pyocyanea (GESSARD) MIGULA. Geißelfärbung nach LÖFFLER. Vergr. 1000.

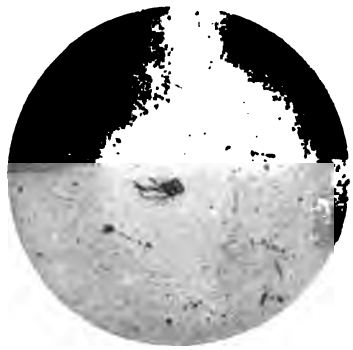
Fig. 5. Pseudomonas macroselmis MIGULA. Geißelfärbung nach LÖFFLER. Vergr. 1000.

Fig. 6. Pseudomonas syncyanea (EHRENBERG) MIGULA. Geißelfärbung nach LÖFFLER. Vergr. 1000. Die Bakterienkörper sind sehr stark gequollen, die Geißeln trotzdem nur schwach gefärbt.

Fig. 7. Pseudomonas gracilis MIGULA. Geißelfärbung nach LÖFFLER. Vergr. 1000.

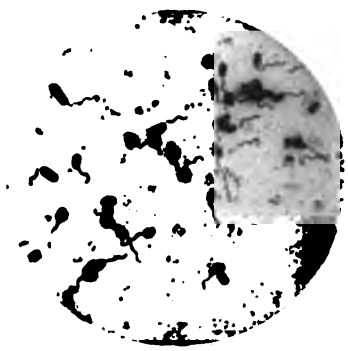
Fig. 8. Pseudomonas aromatica (TATAROFF) MIGULA. Geißelfärbung nach LÖFFLER. Vergr. 1000. Die Geißeln stehen polar, sind aber auch schon an den zum Faden verbundenen Zellen vorhanden und treten an den Teilungsstellen hervor.

1



2

3



4

5

6

7

8

Tafel II.

Tafel II.

Fig. 1. Bacillus subtilis (Ehrenberg) Cohn. Geißelfärbung nach Löffler. Die Geißeln entspringen von der äußeren Hülle, welche sich beim Antrocknen nicht um den Bakterienleib zurückgezogen hat. Vergr. 1000.

Fig. 2. Bacillus vulgatus (Flügge) Migula. Geißelfärbung nach Löffler. Vergr. 1000. Die Geißeln sind bereits in der Desorganisation begriffen und an der Basis verquollen. Sie nehmen den Farbstoff in diesem Zustande schon sehr schlecht an.

Fig. 3. Bacillus tetani Nicolaier. Geißelfärbung nach van Ermengem. Vergr. 1000.

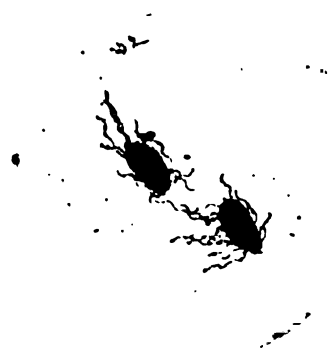
Fig. 4. Bacillus oedematis Liborius. Geißelfärbung nach Löffler. Vergr. 1000.

Fig. 5. Bacillus vulgaris (Hauser) Migula. Geißelfärbung nach Löffler. Vergr. 1000.

Fig. 6. Bacillus typhi Gaffky. Geißelfärbung nach Löffler. Vergr. 1000.

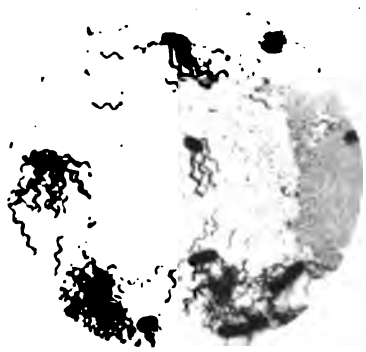
Fig. 7. Bacillus suicida Migula. Geißelfärbung nach Löffler. Vergr. 1000.

Fig. 8. Bacillus typhi murium Löffler. Geißelfärbung nach Löffler. Vergr. 1000.



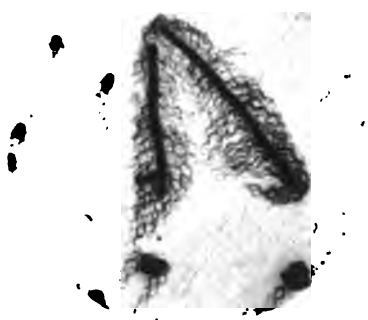
1

2



3

4



5

6

Tafel III.

Tafel III.

Fig. 1. Microspira Comma Schröter. Geißelfärbung nach Löffler. Vergr. 1000. Zellen sehr stark gefärbt und aufgequollen.

Fig. 2. Microspira Smithii Migula. Geißelfärbung nach Löffler. Vergr. 1000. Krümmung der Zellen an Geißelpräparaten kaum noch erkennbar.

Fig. 3. Microspira nigricans (Weibel) Migula. Geißelfärbung nach Löffler. Vergr. 1000.

Fig. 4. Spirillum serpens (Müller) Winter. Geißelfärbung nach Löffler. Vergr. 1000.

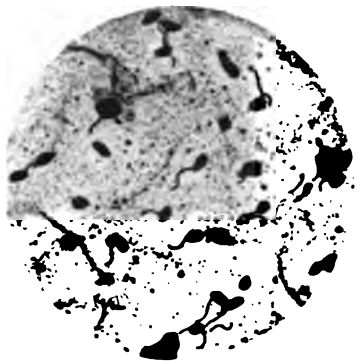
Fig. 5. Spirillum Undula (Ehrenberg). Geißelfärbung nach Löffler. Vergr. 1000. Geißeln zu ungleichen Strängen verklebt.

Fig. 6. Spirillum Undula Ehrenberg. Geißelfärbung nach Löffler. Vergr. 1000. Geißeln in einen einzigen dicken Strang verklebt.

Fig. 7. Thiospirillum rufum (Perty) Winogradsky. Geißelfärbung nach Löffler. Vergr. 1000.

Fig. 8. Spirillum rubrum v. Esmarch. Geißelfärbung nach Löffler. Vergr. 1000. Durch Wiederholung der Beizung und Färbung Erzielung sehr dicker Geißeln.

1

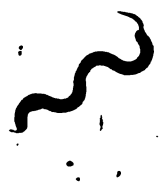


2

3

4

5



6

7

8

Tafel V.

Tafel V.

Fig. 1. Streptococcus sputigenus MIGULA. Lange Ketten aus Bouillonkulturen. Vergr. 1000.

Fig. 2. Micrococcus phosphoreus COHN. Zellteilung. Vergr. 1000. Durch Behandlung der gefärbten Deckglaspräparate mit Xylol-Anilin treten die Teilungswände auch in den fast kugeligen Zellen teilweise sehr scharf hervor.

Fig. 3. Micrococcus tetragenus GAFFKY. Zellteilung. Vergr. 1000.

Fig. 4. Sarcina ventriculi GOODSIR. Große Kolonien aus Mageninhalt. Ungefärbt. Vergr. 1000.

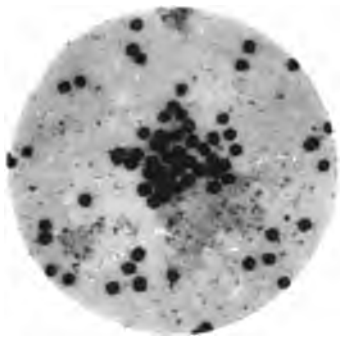
Fig. 5. Spirillum giganteum MIGULA. Zellteilung; scheinbare Abschnürung. Vergr. 1000. Geißelfärbung nach LÖFFLER.

Fig. 6. Bacillus oedematis LIBORIUS. Verschiedenheit der sporenbildenden Stäbchen bei einer Art. Ungefärbt. Vergr. 1000.

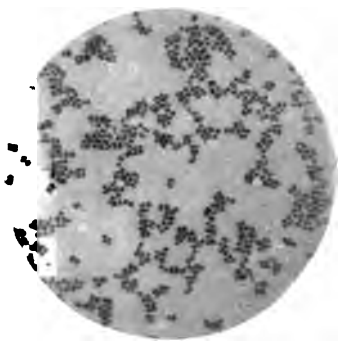
Fig. 7. Bacillus tetani NICOLAIER. Sporenbildung. Sporen gefärbt, Stäbchen mit Methylenblau nachgefärbt. Vergr. 1000.

Fig. 8. Bacillus tetani NICOLAIER. Sporenbildung. Sporen ungefärbt, Stäbchen intensiv gefärbt. Vergr. 1000. Dieses und das vorige Präparat zeigen, wie verschieden ein und dieselbe Art bei verschiedener Färbung aussehen kann.

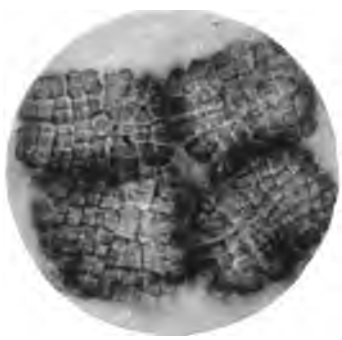
1



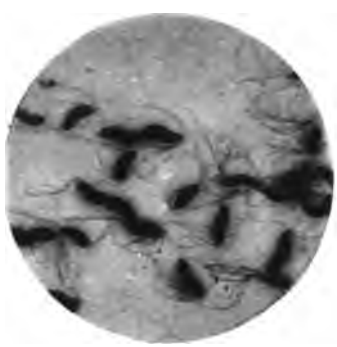
2



3

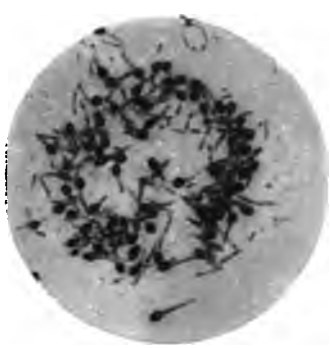


4



5

6



7

8

Tafel ~~IV~~. V

Tafel IV.

Fig. 1. Bacillus typhi Gaffky. Präparat von einer Kartoffelkultur. Polkörnerbildung. Vergr. 1000.

Fig. 2. Bacillus coli Escherich. Präparat von einer Kartoffelkultur. Lückenbildung. Vergr. 1000.

Fig. 3. Microspira Comma Schröter. In der Mitte eine Zelle, welche scheinbar Endosporenbildung zeigt. Vergr. 1000.

Fig. 4. Bacterium septatum (Gelpke) Migula. Vergr. 1000.

Fig. 5. Bacterium anthracis (Koch) Migula. Blut von Meerschweinchen. Zellen mit Pseudohüllen. Die weißen Partien um die Stäbchen sind dadurch zustande gekommen, daß zuerst das Serum eintrocknete und später die Hüllen beim Eintrocknen sich um den Bakterienkörper kontrahierten, so daß zwischen dem eingetrockneten Serum und den Zellen keine färbbare Substanz vorhanden war.

Fig. 6. Bacterium anthracis (Koch) Migula. Blut von Rind. Zellen mit echten Hüllen. Vergr. 1000.

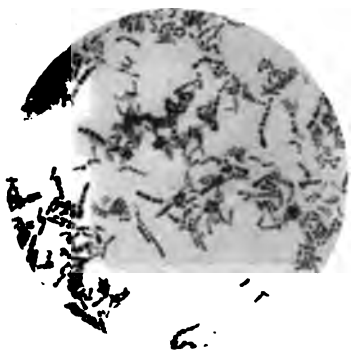
Fig. 7. Pseudomonas capsulata Migula. Kapselbildung. Vergr. 1000.

Fig. 8. Bacillus oxalaticus Zopf. Lebend, ungefärbt, Vakuolenbildung. Vergr. 1000. Die Zellen sind infolge langer Kultur nach und nach erheblich dünner geworden und kaum halb so dick, wie zur Zeit, als ich die Kultur erhielt.

1

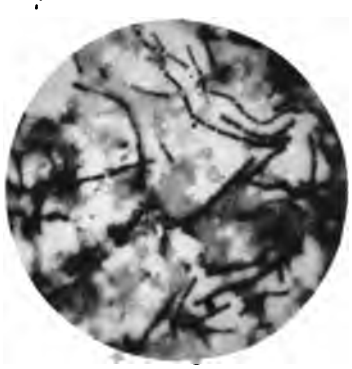
2

3



4

5



6

7

8

Tafel VI.

Tafel VI.

Fig. 1. Bacillus oxalaticus Zopf. Entwickelung der centralen V kuole und Zellteilung. [Zopf. Saffraninfärbung.

Fig. 2. Verschiedene Stadien der Plasmolyse bei Bacillus oxalatic

Fig. 3. Ausgequetschter Zellinhalt von Bacillus oxalaticus, gefär

Fig. 4. Ausgequetschter Zellinhalt von Bacillus oxalaticus, vgl. p. 8

Fig. 5. Microspira Comma Schröter. Vakuolenbildung. Vergr. 200

Fig. 6. Streptococcus mesenterioides (Cienk.) Migula mit Gallerthülle

Fig. 7. Streptococcus mesenterioides ohne Gallerthüllen.

Fig. 8. Micrococcus tetragenus mit Gallerthüllen aus dem Tierkörpe

Fig. 9. Schema der Zellteilung bei Streptococcus.

Fig. 10. Schema der Zellteilung bei Micrococcus.

Fig. 11. Schema der Zellteilung bei den Bacteriaceen.

Fig. 12. Sporenbildung bei Bacillus subtilis.

Fig. 13. Bacillus subtilis, sporentragender Faden.

Fig. 14. Sporentragende Zellen von Bacillus Solmsii L. Klein.

Fig. 15. Bacillus kaukasicus nach Kern mit Sporen.

Fig. 16. Bacillus inflatus mit 2 Sporen nach Koch.

Fig. 17. Bacillus Ventriculus mit 2 Sporen nach Koch.

Fig. 18. Clostridium butyricum sporenbildende Stäbchen nach Prazmowski. [Rauschbrandbacillus.

Fig. 19. Verschiedene Formen der sporenbildenden Stäbchen beim

Fig. 20. Keimung der Sporen von Bacterium anthracis.

Fig. 21. Keimung der Sporen von Bacillus subtilis.

Fig. 21 c (fälschlich 29 auf der Tafel). Hufeisenförmig gekrümmtes Keimstäbchen.

Fig. 22. Keimung der Spore von Bacillus bipolaris.

Fig. 23. Keimung der Spore von Bacillus leptosporus.

Fig. 24. Keimung der Spore von Bacillus laxosus. Vergr. 700.

Fig. 25. Keimung der Spore von Bacillus leptodermis. Vergr. 700.

Fig. 26. Keimung der Spore von Bacillus goniosporus. Vergr. 700.

Fig. 27. Keimung der Spore von Bacillus laxosporus. Vergr. 700.

Fig. 28. Keimung der Spore von Bacterium Petroselini. Vergr. 700.

Fig. 29. Formen des Entwickelungskreises von Bacillus Zopfii.

Fig. 30. Ungleiche Länge von Zellen eines Fadens am Ende der Vegetationsperiode (Bacillus Zopfii).

Fig. 31. Grenzzellenartige Bildungen in den Ketten von Streptococcus pyogenes. [Streptococcus.

Fig. 32. Scheinbare Teilung nach 2 Richtungen des Raumes bei

Fig. 33. Formen des Variabilitätskreises bei Microspira Comma.

Fig. 34. Schraubenbildung bei Microspira Comma.

Fig. 35. Involutionsformen von Microspira Comma.

Fig. 36. Involutionsformen von Microspira tyrogena.

Fig. 37. Zerfall der längeren Zellen in kurze Glieder am Schluß der Vegetationsperiode bei nicht endosporen Arten. Vergl. p. 171.

Fig. 38. Faden von Streptothrix. [Bacillus subtilis.

Fig. 39. Die verschiedenen Formen des Entwickelungskreises von

Fig. 40. Scheidenbildung und Pseudodichotomie bei Cladothrix.

Fig. 41. Cladothrix. Fast entleerte Scheide.

Fig. 42. Crenothrix polyspora. Entstehung der Gonidien.

Wo nicht besonders angegeben, ist die Vergrößerung ca. 1000.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 1543

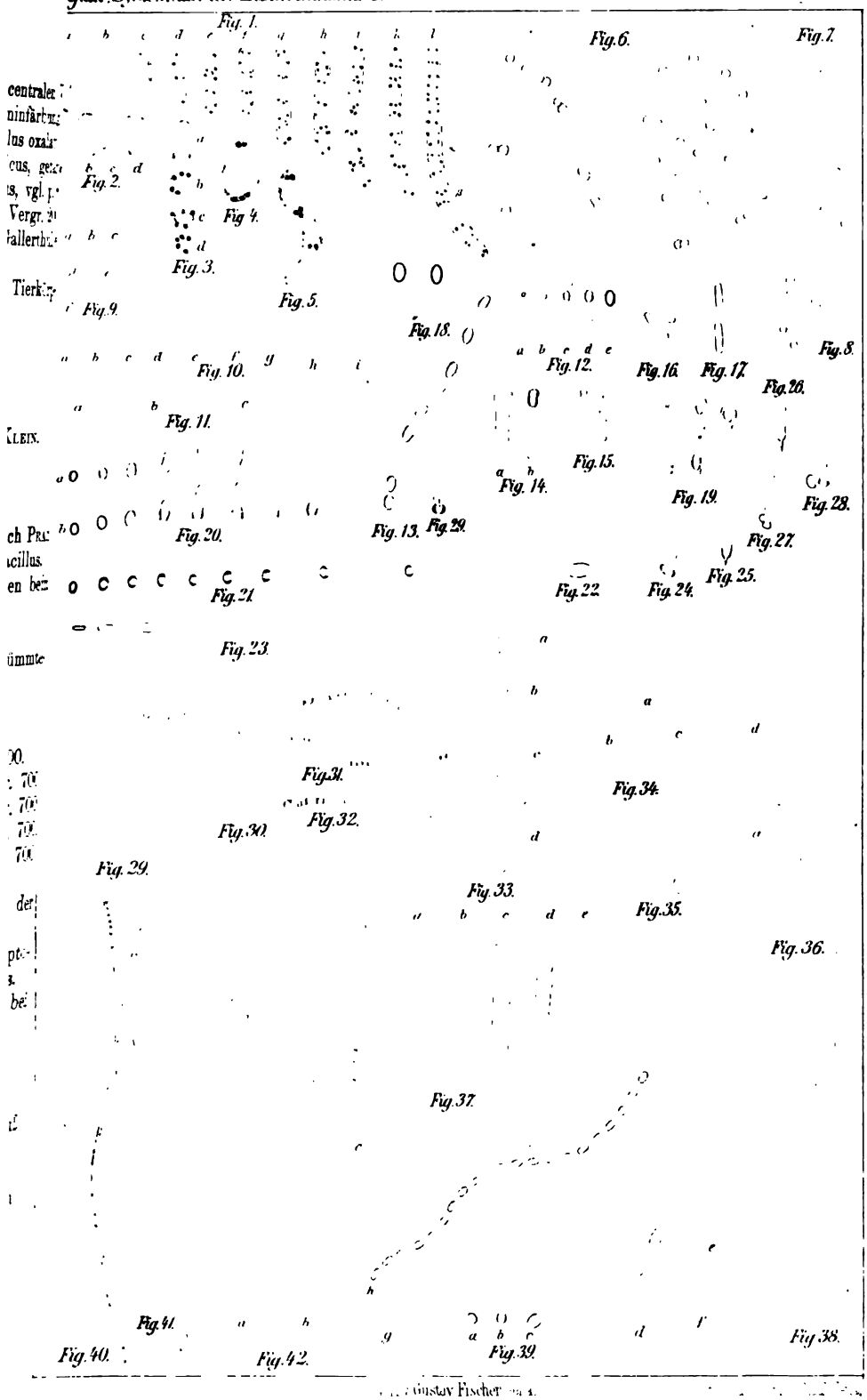


Fig. 1.
Fig. 6.
Fig. 7.
Fig. 2.
Fig. 4.
Fig. 3.
Fig. 5.
Fig. 9.
Fig. 18.
Fig. 8.
Fig. 10.
Fig. 12.
Fig. 16.
Fig. 17.
Fig. 26.
Fig. 11.
KLEIN.
Fig. 15.
Fig. 14.
Fig. 19.
Fig. 28.
Fig. 20.
Fig. 13.
Fig. 29.
Fig. 27.
Fig. 25.
Fig. 21.
Fig. 22.
Fig. 24.
Fig. 23.
Fig. 31.
Fig. 34.
Fig. 32.
Fig. 30.
Fig. 29.
Fig. 33.
Fig. 35.
Fig. 36.
Fig. 37.
Fig. 41.
Fig. 40.
Fig. 42.
Fig. 39.
Fig. 38.

THIS BOOK IS DUE ON THE LAST DATE
STAMPED BELOW

RENEWED BOOKS ARE SUBJECT TO IMMEDIATE
RECALL

STORAGE

JUN 6 1969

LIBRARY, UNIVERSITY OF CALIFORNIA, DAVIS

Book Slip–50m-8,'66(G5530s4)458

508576
Migula, W.
System der Bakterien.

Call Number:
QW4
M64
v.1

Nº 508576

QW4
Migula, W. M64
System der Bakterien. v.1

HEALTH
SCIENCES
LIBRARY

LIBRARY
UNIVERSITY OF CALIFORNIA
DAVIS